

Das Ohr des Zahnwales,
zugleich ein Beitrag zur Theorie der Schalleitung.
Eine biologische Studie

von

Dr. med. **Georg Boenninghaus**,

Arzt für Hals-, Nasen- und Ohrenkranke,
Primärarzt am St. Georgs-Krankenhaus in Breslau.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Breslau.)

Hierzu Tafel 12, 13 und 28 Abbildungen im Text.

Uebersicht.

Einleitung.

I. Das äussere Ohr.

1. Das äussere Ohr von *Phocaena*.
2. Vergleich des äusseren Ohres von *Phocaena* und Seehund.

II. Das mittlere Ohr.

1. Die Knochen der seitlichen Schädelbasis.

Die grosse Knochenmulde.

Das Tympano-Perioticum.

2. Die Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis.

Das Bindegewebe.

Der Fettkörper des Unterkiefers.

Die M. pterygoidei.

3. Die Ohrtrompete.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

4. Die Paukenhöhle.

a) Morphologie.

Das Trommelfell.

Die Gehörknöchelchen.

Das Corpus cavernosum tympanicum.

Die Arteria carotis interna.

b) Physiologie.

5. Die pneumatischen Hohlräume.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

III. Das innere Ohr.

a) Morphologie.

b) Physiologie.

Die akustische Function.

Die statische Function.

Schluss: Das Gehör des Wales.

Anhang. Die Blutcirculation in der Schädelhöhle.

Zusammenfassung.

Literaturverzeichniss.

Erklärung der Abbildungen.

Einleitung.

Das Ohr des Zahnwales finden wir anatomisch vielfach beschrieben und physiologisch betrachtet, denn ein so hochgradig umgeändertes Organ konnte natürlich der Aufmerksamkeit der Forscher nicht leicht entgehen. So musste es von vorn herein als ein gewisses Wagniss erscheinen, dieses Organ aufs Neue als Studienobject zu wählen. Wenn es trotzdem geschah, so bildete die intensive Bearbeitung eines so grossen Materials, wie es bisher noch Niemandem zur Verfügung stand, die nothwendige Voraussetzung.

Die Tendenz dieser Studie, die biologische Erkenntniss als Endziel zu erstreben, führte dazu, auch die Nachbarschaft des Ohres mit in den Kreis der Untersuchungen zu ziehen, denn in ihr finden sich Veränderungen vor, zu welchen die Veränderungen am Ohr vielfach in Beziehung stehen. Vor allem sind die Veränderungen an der Tube abhängig von solchen im Rachen. Letztere bildeten daher den Ausgangspunkt meiner Betrachtungen und sind unter dem Titel „Der Rachen von *Phocaena communis* Less“ in Band 17 dieser Zeitschrift erschienen. Durch diese Ausdehnung der Untersuchung wurde uns ein eindringenderes Verständniss für den ganzen Umbau des Kopfes eröffnet. Auf Schritt und Tritt prägt sich in den Veränderungen die Zweckmässigkeit aus für das Leben im Wasser, diesem dem Säugethier ursprünglich fremden Element, Veränderungen, die wir treffend als Anpassungserscheinungen bezeichnen.

Von den Wegen, welche man zur Erforschung der Schalleitung im Labyrinth einschlagen kann, scheint mir der vergleichend-anatomische der aussichtsvollste und von den Objecten, welche hier in Frage kommen, der Wal das werthvollste zu sein. Doch liegt noch ein viel weiteres, physiologisch noch wenig befruchtetes Gebiet vor, das Gebiet der niedern Amphibien und Reptilien mit nur einem Labyrinthfenster,

ein Gebiet, welches ja durch HASSE's umfassende Untersuchungen anatomisch vollkommen klar liegt. — Es wird nun bei dergleichen Untersuchungen darauf ankommen, welche Deutung man den gefundenen Dingen beimisst, und da giebt es eine gefährliche Klippe, wenn man morphologischen Veränderungen unbedeutender Art einen zu hohen physiologischen Werth beilegt. Eine bis zur letzten Consequenz durchgeführte Idee aber, welche auf irriger Prämisse aufgebaut ist, pflegt zu unlöslichen Widersprüchen und zu innern Unwahrscheinlichkeiten zu führen, welche uns den Irrweg doch schliesslich erkennen lassen. Ich hoffe nun, diese Klippe vermieden zu haben — und sollten weitere Forschungen auch ergeben, dass nicht alles aufrecht erhalten werden kann, was ich aus der Anatomie des Walohres auf dessen Schalleitung und von da aus rückwärts auf die Schalleitung des Menschen und der Landsäugethiere geschlossen, so hoffe ich doch einiges Licht in das bisher dunkle Capitel geworfen und weiteren Forschungen die Wege geebnet zu haben.

Die Voraussetzung für die biologische Erforschung gerade des Walohres bildet die gründliche Kenntniss der vergleichenden Anatomie und Physiologie des Ohres, denn man kann von diesem Organ des Wales behaupten, dass bei seinem Umbau zwar nichts von seinen ursprünglichen Elementen abhanden gekommen ist, dass auch keine neuen Elemente hinzugekommen sind, dass aber die alten ausnahmslos verändert sind und oft derartig, dass es grosse Mühe kostet, sie wieder zu erkennen, die Ursache ihres Umbaues und ihre veränderte Function zu ergründen. Die Hand- und Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und Physiologie geben uns nun gerade fürs Ohr nicht diejenige Tiefe des Einblicks, wie sie für dieses schwierige Verständniss des Walohres erforderlich ist. Deshalb habe ich den betreffenden Capiteln die erforderlichen vergleichenden Notizen in Kürze klein gedruckt vorausgeschickt.

Mein Material bestand hauptsächlich aus *Phocaena communis*, dem Braunfisch, jenem ausgewachsen 1 $\frac{1}{2}$ —2 m langen Zahnwal, welcher, den Heringen nachstellend, mit diesen in die Nord- und Ostsee eindringt und deshalb nicht schwer zu erhalten ist.

Von *Phocaena* standen mir zur Verfügung Exemplare von 90, 105, 114, 116, 125, 130 und 131 cm Länge; ausserdem 5 Köpfe von Exemplaren mittlerer Grösse; endlich ein Embryo von 7,1 und einer von 68 cm Länge. Ausserdem ein alter Spirituskopf von *Delphinus delphis* und ein 48 cm langer Zahnwalembryo unbekannter Species. Dazu Schädel von *Delphinus delphis*, *Delphinus tursio*, *Delphinus*

rostratus, *Globiocephalus melas* und *Monodon monocerus*. Zum Vergleich dienten 3 Köpfe vom Seehund, Köpfe vom Pferd, Rind und Schaf. Schliesslich die Schädelammlung des Breslauer Zoologischen Instituts. Die *Phocaena*-Embryonen stammten aus dem Privatbesitz des Herrn Prof. KÜKENTHAL.

Die Textfiguren wurden zumeist von Fräulein HELENE LIMPRICHT, Lehrerin an der hiesigen Kunstgewerbeschule, die Tafelfiguren zumeist von Herrn Dr. LÖSCHMANN, akademischem Zeichner an der hiesigen Universität, ausgeführt.

Herrn Prof. KÜKENTHAL danke ich auch an dieser Stelle für das stete Interesse, welches er meinen Untersuchungen entgegenbrachte.

I. Das äussere Ohr.

1. Das äussere Ohr von *Phocaena*.

Beim vollkommenen Mangel einer die äussere Oberfläche des Kopfes überragenden Ohrmuschel findet man bei den Bartenwalen sowohl wie bei den Zahnwalen als Eingang in das äussere Ohr nur eine einfache, durch keine Erhebung der äussern Bedeckung gekennzeichnete kleine Oeffnung in der Kopfhaut (Taf. 12, Fig. 1 *a* und α_1 , ferner Fig. A 1). Bei *Phocaena* liegt sie etwa 4 cm hinter dem lateralen Winkel der Lidspalte. Sie wird bei diesem Zahnwal gewöhnlich als rund beschrieben. In Wirklichkeit aber hat sie eine individuell verschiedene Gestalt. Bald ist sie rund, bald oval mit von oben nach unten gerichteter Längsaxe. Bald aber ist sie nur schlitzförmig, wie ein einfacher, mit dem Messer angelegter kleiner Hautschnitt, und in diesem Fall ist die Oeffnung bisweilen vollkommen verklebt und tritt erst zu Tage, nachdem man die oberflächliche Epithelschicht etwas abgeschabt hat. Auch kann sich an der hintern Wand der Ohröffnung ein kleiner, knöpfchenförmiger Fortsatz der Haut befinden. An den 5 Köpfen, welche mir als Untersuchungsobject für das äussere Ohr dienten, war dieses Knöpfchen einmal vorhanden, und zwar auf der rechten Seite. HOWES aber fand eine ähnliche Bildung bei seinen 2 erwachsenen Phocänen beide Male, und zwar ebenfalls nur rechts, bei einem Fötus von *Phocaena* und bei einem solchen von *Beluga leucas* sogar doppelseitig. Bei zwei andern Föten von *Phocaena* aber fand er keine Andeutung von ihr. HOWES hält diese Bildung für ein Rudiment der Ohrmuschel, eine Meinung, die KÜKENTHAL bereits als irrig nachwies. Was aber diese häutige Bildung zu bedeuten

hat, muss unentschieden bleiben. — Besonders bei schlitzförmiger Oeffnung kann man oft lange, selbst mit der Lupe suchen, ehe man sie findet; man wird am leichtesten durch eine Delle zu ihr geführt, welche sich auf der eintrocknenden Haut dieser Gegend bildet; denn in dieser Delle liegt der Ohrschlitz, und zwar in einer jener zahlreichen feinen Hautfurchen, welche die sonst glatte Haut des Braunfisches in transversaler Richtung vom Rücken zum Bauch hin durchsetzen.

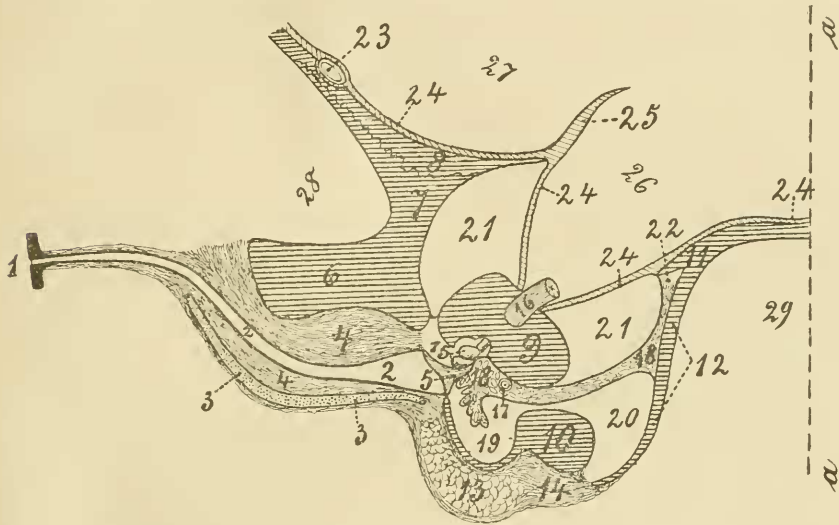


Fig. A. Frontalschnitt durch die Ohrgegend einer erwachsenen *Phocaena*, schematisirt nur in so fern, als Theile, die nicht ganz in einer Frontalebene liegen, in dieselbe gerückt sind, z. B. die Gehörknöchelchen. Natürliche Grösse. 1 äussere Ohröffnung, 2 äusserer häutiger Gehörgang, 3 Ohrknorpel (nur die dickere untere Wand ist gezeichnet), 4 Bindegewebsschicht, den äussern Gehörgang umgebend, 5 Trommelfell, 6 Proc. zygomaticus squamosi, 7 Squamosum, 8 Parietale, 9 Perioticum, 10 Tympanicum, 11 Basioccipitale, 12 Proc. basioccipitalis, 13 hinterer Zipfel des Markkörpers des Unterkiefers, 14 verdicktes Periost des Tympanicums, 15 Kette der Gehörknöchelchen, 16 N. acustico-facialis, 17 obliterirte Carotis, 18 Plexus venosus caroticus, 19 Cavum tympanicum, 20 Sinus pneumaticus peribullaris, 21 Sinus pneumaticus peripetrosus, 22 Sinus (venosus) petrosus internus, 23 Art. meningea spinalis, 24 Dura mater, 25 Tentorium cerebelli, 26 hintere Schädelgrube, 27 mittlere Schädelgrube, 28 Fossa temporalis, 29 Rachenrinne, aa sagittale Medianebene des Schädels.

Eine dünnere Knopfsonde dringt mit einem kleinen Ruck durch diese Oeffnung hindurch, denn die Oeffnung ist die engste Stelle des Ohrganges; dann aber wird sie mit Leichtigkeit weiter in den Ohrgang eingeführt, eine Metallsonde etwa 2 cm weit, eine elastische Sonde aber tiefer, bis 6 cm weit. Obwohl nun die Kenntniss der Wale bis ins graue Alterthum zurückreicht, ist doch der Gehörgang, wohl in Folge der winzigen äussern Oeffnung, erst spät gefunden

worden und zwar nach RAPP fast gleichzeitig von BELON im Jahre 1553 und von RONDELET im Jahre 1554. BELON sagt von ihm: „Meatus ad audiendum, in quos si festucam adegeris, protinus eos ad os petrosorum desinere comperies.“ — Die Autopsie belehrt uns über die Einzelheiten des Ohranges. Er stellt eine membranöse Röhre dar, die als Fortsetzung der äussern Haut zu betrachten ist und, wie diese, eine tief schwarze Farbe, durch Ablagerung von schwarzem Pigment in die Epidermis, besitzt. — Der Verlauf des Ohranges entspricht im Allgemeinen einem aufrecht stehenden, schwach gekrümmten S (Fig. A 2). Der äussere Schenkel des S durchsetzt fast geradlinig in horizontaler Richtung die etwa 2 cm dicke Unterhautfettschicht. Dann aber an der äussern, convexen Oberfläche des Squamosum (Fig. A 6) angelangt, muss der Gang die Krümmung desselben umgehen, um zum Trommelfell (Fig. A 5) zu gelangen. Er bildet zu diesem Zweck zunächst einen Bogen mit oberer und dann einen solchen mit unterer Convexität und verläuft schliesslich mit einem mehr geradlinigen innern und gleichfalls horizontalen Schenkel zum Trommelfell. Dieser ganze Sförmige Ohrang liegt nun annähernd in einer senkrecht und transversal auf die Längsaxe des Körpers gestellten Ebene. Abweichungen aus dieser Ebene sind vorhanden. Am bedeutungsvollsten für uns (s. später) ist es, dass die äussere Ohröffnung constant etwas vor dieser Ebene liegt, so dass der äussere Schenkel eine leichte Neigung von vorn nach hinten bekommt. Dagegen sind Abweichungen von dem bisher geschilderten Verlauf der Curven bald vorhanden, bald nicht, also ohne Gesetzmässigkeit, und betreffen immer nur kurze Strecken, in denen der Ohrang ein wenig nach oben oder unten, auch nach hinten oder vorn von der Hauptrichtung abweicht. Der Knorpel (Fig. A 3) aber, welcher von der äussern Curve ab den Ohrang besonders von unten bedeckt, macht grössere Abweichungen von der regulären Linie als der Ohrang selbst, und auf ihn stösst man zunächst, wenn man den Ohrang von unten her, was am bequemsten ist, aufsucht. Beurtheilt man nun den Verlauf des Ohranges nach dem Verlauf des Knorpels, was ja nahe liegt, so kommt man leicht zu der Auffassung, dass der Ohrang von *Phocaena* einen sehr unregelmässigen, geschlängelten, gedrehten Verlauf habe, wie man das öfters angegeben findet. Aber schon HUNTER hat die Richtung des Ohranges bei den Walen im Allgemeinen genau so beschrieben, wie ich sie bei *Phocaena* fand, indem er sagt: „Es geht in einer Schlangenlinie, erst in einer horizontalen Richtung, hernach niederwärts, hierauf wieder horizontal bis an die

Trommelhaut, wo es sich endiget.“ Auch BEAUREGARD beschreibt bei *Delphinus delphis* die Richtung des Ohranges S förmig, merkwürdiger Weise aber fand er das S liegend, mit einer nach vorn und einer nach hinten gerichteten Curve. — Ein freies Lumen hat der Ohrang in seinem rein membranösen Theil nicht, indem die in Längsfalten gelegte membranöse Schlauchwand sich allseitig berührt. Erst in dem von Knorpel bedeckten Theil des Ohranges beginnt allmählich ein freies Lumen, welches etwa 1 cm vor dem Trommelfell anfängt sich trichterförmig zu erweitern, am Trommelfell der Peripherie des letztern entspricht und mit abgestossenen Gehörgangsepithelien ausgefüllt ist.

Fig. B.

Fig. C.

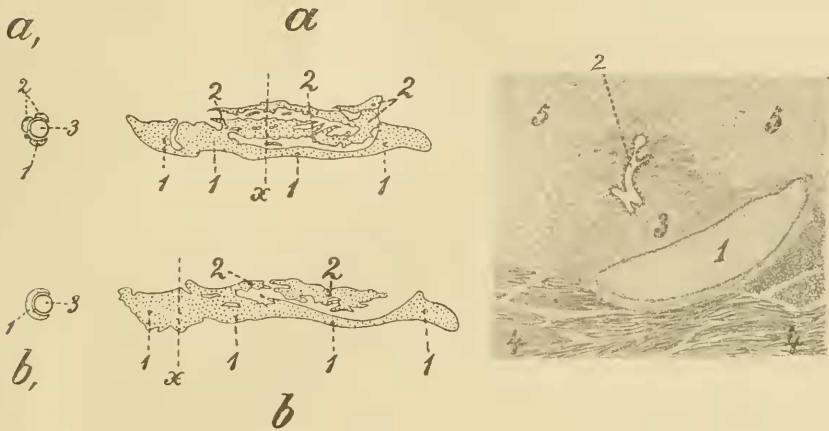


Fig. B. Knorpel des äussern Ohres von *Phocaena* in natürlicher Grösse, rechte Seite. Der Knorpel ist eben ausgebreitet und seine Aussenseite gezeichnet. Fig. a ist ein weniger stark, Fig. b ein stark reducirtes Exemplar. a, und b, sind die entsprechenden Querschnitte, in der natürlichen Röhrenform dargestellt, erhalten in der Schnittlinie x. Bei a und b befindet sich linker Hand das proximale, rechter Hand das distale Ende. 1 die dickere, 2 die dünnere Partie des Knorpels, 3 membranöser Ohrang.

Fig. C. Querschnitt durch den äussern Ohrang von *Phocaena*. 12:1. Der Schnitt ist durch den distalen Theil des Ohrknorpels (Fig. B a und b, rechter Hand) angelegt. 1 Knorpel, 2 Ohrangslumen, hier sehr eng, umsäumt von schwarz pigmentirter Epidermis, 3 Bindegewebe zwischen Knorpel und Ohrang, 4 M. occipito-auricularis profundus, 5 Fettgewebe.

Der Knorpel ist durch äusserst festes Bindegewebe (Fig. A 4) an die Unterfläche des Squamosum (6) befestigt. Auch zwischen membranösen Ohrang und den Knorpel schiebt sich besonders im distalen Abschnitt des Knorpels streckenweise eine breite Bindegewebsschicht ein, so dass dann im mikroskopischen Schnitt (Fig. C) der Ohrschlauch weit entfernt vom Knorpel liegt. Der Knorpel ist im Allgemeinen röhrenförmig zusammengerollt (Fig. B a, und b), doch

ist er nicht breit genug, eine vollkommene Röhre zu bilden, und es bleibt die vordere Wand des membranösen Ohrschlauchs fast vollkommen von Knorpel unbedeckt. Der proximale Theil des Knorpels und, von ihm ausgehend, ein schmaler Knorpelstreif (Fig. B 1), welcher so liegt, dass er den Ohrgang von unten bedeckt, bilden eine einzige, ziemlich dicke Knorpelplatte. Der übrige Knorpel (Fig. B 2) aber, welcher die hintere und obere Wand des Ohrschlauchs bedeckt, ist äusserst dünn, vielfach zerrissen und hängt mit der dickern Knorpelplatte nur noch mit einer schmalen Brücke zusammen. Dieser dünnere Theil ist bisher so gut wie übersehen worden, denn wo überhaupt vom Knorpel die Rede ist, ist sie es immer nur von einem Knorpelstreif oder Knorpelband, welcher die untere Wand des Ohranges bedeckt; nur DENKER fand den dünnern Theil, und zwar im mikroskopischen Schnitt. — Der Ohrgangsknorpel ist nun theils wegen seiner Düntheit, theils wegen seiner Umhüllung mit festem Bindegewebe schwer unversehrt frei zu präpariren. Die Präparate in Fig. B a, a, sind gewonnen durch Abzupfen des Bindegewebes nach eingeleiteter Maceration. Der Knorpel wurde dann zwischen zwei Objectträgern plattgedrückt und so gezeichnet. a stellt den am wenigsten stark, b den am stärksten reducirten Knorpel dar, den ich fand; a, und b, sind die entsprechenden Querschnitte in ihrer natürlichen zusammengerollten Form. — In wie weit nun dieser höchst absonderliche Ohrknorpel von *Phocaena* noch die Möglichkeit der Homologisirung mit dem Ohrknorpel anderer Säugethiere zulässt, werden wir später sehen.

Die äussern Ohrmuskeln (Taf. 12, Fig. 1 u. 2) sind wegen ihrer Zartheit und ihrer Einlagerung in das sehr dicke Unterhautfettgewebe sehr schwer zu präpariren. Die nachfolgende Beschreibung derselben beruht auf der Untersuchung von 10 Ohren, weshalb ich hoffe, dass sie den thatsächlichen Verhältnissen entspricht.

K. E. v. BAER war der Erste, welcher uns Nachricht von der Existenz von Ohrmuskeln bei den Walen gab, indem er in der Einleitung zu seiner classischen Abhandlung über die Nase des Braunfisches bemerkt, dass äussere Ohrmuskeln diesem Thier nicht ganz fehlen. 50 Jahre später beschreibt MURIE die Ohrmusculatur von *Lagenorhynchus albirostris* und *Globiocephalus melas* genauer. Es sind bei beiden Zahnwalen 3 wohl entwickelte Muskeln, welche sich an den Knorpel des Ohranges ansetzen. MURIE hält sie für homolog den kleinen Ohrmuskeln der Helix und des Tragus der höhern Säugethiere, nennt sie aber ganz im Widerspruch mit dieser Auffassung

Attrahens, Retrahens und Attollens. In der wenig sorgfältigen Zeichnung sieht man den Attrahens nach vorn, den Retrahens nach hinten, den Attollens in der Mitte zwischen beiden nach vorn und oben zum Kopf verlaufen. Erst BEAUREGARD kam bei *Delphinus delphis* den Verhältnissen, wie ich sie bei *Phocaena* fand, nahe, denn er fand, wie ich, 4 Muskeln. Sein M. superior entspricht wohl meinem M. occipito-auricularis superficialis, denn er nennt ihn einen Hautmuskel; sein M. auricularis posterior wohl meinem M. occipito-auricularis posterior, denn er sagt von ihm, dass er in die Fascia temporalis übergehe; sein M. auricularis anterior wohl meinem M. orbito-auricularis, denn er sah ihn sich in der Regio maxillo-temporalis verlieren; sein M. auricularis externus endlich kann als einzig übrig bleibender Muskel nur meinem M. zygomatico-temporalis entsprechen, doch bleibt sein Verlauf nach B.'s Schilderung völlig unklar. Auch B.'s Abbildung steht auf keiner grössern Höhe als diejenige MURIE's. Wegen seiner interessanten Vergangenheit beansprucht aber das rudimentäre äussere Ohr der Wale unsere Aufmerksamkeit in viel höherm Maasse, als sie ihm bisher zugewandt wurde, und in erster Linie sind es die Muskeln, welche uns die frühere Function dieses Organs erkennen lassen. Aus diesem Grunde glaubte ich der bildlichen Wiedergabe der Ohrmuskeln eine besondere Aufmerksamkeit widmen zu müssen.

Die Frage der Homologisirung der Ohrmuskeln des Wales geht zweckmässig deren Beschreibung voraus. Schon die geringe Anzahl von 4 Muskeln, wie sie dem *Phocaena*-Ohr eigen ist, zeigt uns, dass wir zur Homologisirung derselben keineswegs die mit am besten bekannte Ohrmusculatur unserer Haussäugethiere heranziehen können, denn diese steht auf der höchsten Stufe ihrer Differenzirung, die wiederum im engen Zusammenhang steht mit der Abspaltung eines besondern Knorpels, des Scutulums, vom Knorpel der Ohrmuschel, welches einer grössern Anzahl der Ohrmuskeln zum Ansatz dient und daher auch dem Walohr fehlt. Den Ausgangspunkt unseres Vergleichs müssen vielmehr Säugethiere mit gering differenzirter Ohrmusculatur und demnach ohne Scutulum bilden. Diesen Anforderungen entsprechen die Halbaffen, deren Ohrmuskeln auf das genaueste von RUGE vom Standpunkt ihrer Genese aus untersucht wurden. RUGE brachte bei den Prosimiern den Nachweis, dass die gesammte, vom Facialis innervirte Hautmusculatur des Kopfes von dem subcutanen Muskelblatt abstamme, welches (als Fortsetzung des allgemeinen Körperhautmuskelblatts) als Subcutaneus nuchae, faciei und colli den Kopf bedeckt. Durch Spaltung der Länge, der Quere und der Dicke nach entstanden hieraus die einzelnen Muskeln des Gesichts mit

Einschluss derjenigen der Ohren. Ihr ursprünglicher Zusammenhang mit jenen 3 Muskelgebieten ist noch bei vielen Halbaffen nachweisbar, bei *Phocaena* aber fand ich die Ohrmuskeln schon vollkommen von ihrem Mutterboden getrennt, mit Ausnahme des zunächst zu beschreibenden Muskels.

1) *M. occipito-auricularis superficialis* (Taf. 12, Fig. 1 2). Dieser Muskel ist sehr dünn, und man übersieht ihn leicht, wenn man ihn vom Ohr aus darzustellen versucht. Zweckmässiger fängt man daher mit der Präparation der subcutanen Muskelschicht des Nackens an (Fig. 1 1), auf welche man stösst, nachdem man in der Nackengegend die etwa 2 cm dicke Fettschicht (Taf. 12, Fig. 1 c) entfernt hat. Man bemerkt nun, dass der Subcutaneus dorsi schon in so fern erheblich reducirt ist, als er die mediane Nackenlinie nicht mehr erreicht. Ventro-oralwärts geht er in den Subcutaneus colli über. In der Seitenlinie aber hört er, stark verdünnt, aber noch mit gut abgegrenztem vordern Rand, schon einige Centimeter hinter der äussern Ohröffnung auf. Die obersten Züge dieses vordersten Randes aber treten als zartes, 0,1—0,15 cm dickes und 0,6—0,7 cm breites Bündel auf den nicht mehr von Knorpel bedeckten, die Unterhautfettschicht durchsetzenden, rein membranösen distalen Theil des äussern Ohranges über und bedecken dessen dorsale Seite bald bis zur Haut, bald bis in die Nähe derselben. Sein unmittelbarer Zusammenhang mit dem Subcutaneus nuchae charakterisirt ihn als den *M. occipito-auricularis* im Sinne RUGE's; ich möchte ihn aber wegen seiner oberflächlichen Lage, im Gegensatz zu dem später zu beschreibenden *M. occipito-auricularis*, den *M. occipito-auricularis superficialis* nennen. Seine Innervirung konnte ich nicht nachweisen, wohl wegen der Zartheit des zu diesem zarten Muskel gehörigen Nerven, doch zweifle ich nicht daran, dass er, wie alle äussern Ohrmuskeln, vom Facialis innervirt wird.

2) *M. orbito-auricularis* (Taf. 12, Fig. 1 3). An die distale Portion des vorigen Muskels, soweit sie den Ohrgang bedeckt, legt sich eng, ja vielleicht sogar mit ihm Fasern austauschend, ein zweiter Muskel an, welcher den Ohrgang mehr auf seiner vordern Seite bedeckt. Er strahlt gegen den Supraorbitalrand aus und verliert sich hier in der zarten Fascie, welche als Fortsetzung des vorigen Muskels das Gesicht des Braunfisches bedeckt. Er ist zwar annähernd von derselben Breite und Dicke wie der vorige Muskel, ist aber individuell verschieden stark sehnig durchwachsen (vergl. denselben Muskel des Seehundes), so dass bald der Eindruck eines Muskels, bald der Eindruck

eines Ligaments überwiegt. Seine Ausstrahlung in die Regio supra-orbitalis, dicht über den Orbicularis oculi, charakterisirt ihn als M. orbito-auricularis im Sinne RUGÉ's, einen Abkömmling des Subcutaneus faciei. Innervirt wird er vom Facialis. — Die bisherigen beiden Muskeln haben eine oberflächliche Lage, die jetzt folgenden eine tiefe:

3) M. occipito-auricularis profundus (Taf. 12, Fig. 2 *l* und 1 *l*). Durchtrennt man den M. occipito-auricularis superficialis und die unter ihm gelegene, $\frac{1}{2}$ cm dicke Fettschicht (Fig. 2 *h*), welche sich von der Unterhautfettschicht durch ihre Weichheit, ihr drusiges Gefüge und ihre gelbe Farbe scharf unterscheidet, so kommt man, am Ohrgang in die Tiefe gehend, auf einen dritten Ohrmuskel. Er ist grobfasriger als die bisherigen Muskeln und von braunerer Farbe. Der spindelförmige Muskel setzt sich mit seiner Basis theils an das distale Ende des Ohrknorpels, theils auch an den benachbarten Theil des vom Knorpel nicht mehr bedeckten membranösen Ohranges an. Seine nach oben gerichtete Spitze geht in eine äusserst feine, fadenförmige Sehne (Fig. 2 *l*), über, welche, parallel der Crista occipitalis externa (Fig. 2 *d*) und in ihrer nächsten Nähe verlaufend, sich direct dorsalwärts zur Protuberantia occipitalis externa begiebt, an welche sie sich ansetzt, nachdem sie sich vor ihrem Ansatz in 2 oder mehr Sehnen gespalten hat. Dieser Muskel gewährt mit seinem nur 2 cm langen Muskelbauch und seiner 11 cm langen Sehne einen äusserst originellen Anblick. Seine Präparation hat unmittelbar am Ohr mit dem Muskelbauch zu beginnen, denn die zarte Sehne ist in dem Fett nicht zu finden, wenn man nicht vom Muskel aus zu ihr geleitet wird; und auch so noch schneidet man sie leicht unmittelbar an der Spitze des Muskels ab. Das scheint bisher allen Untersuchern so gegangen zu sein, denn von einer Sehne dieses Muskels sagen sie uns nichts, obwohl gerade die Sehne, d. h. der Ansatzpunkt des Muskels am Schädel, für seine Homologisirung entscheidend ist. — Abweichungen von diesem einfachern Verhalten scheinen die Regel zu sein. Denn man findet den Muskel meist an seiner Spitze zweizipflig oder gar in seiner ganzen Länge in 2 annähernd gleiche Muskeln gespalten. Dem entsprechend hat der Muskel dann 2 Sehnen, die sich wieder in mehrere Sehnenfäden spalten und ein mehrere Centimeter breites Gebiet der seitlichen Nackengegend bedecken. Diese grosse Breitenausdehnung zeigt uns, dass wir es hier mit den Ueberresten eines ehemals sehr breiten Muskels zu thun haben. Gern hätte ich seine Beziehungen zu den weiter caudalwärts gelegenen Muskeln des Rückens

genauer durchuntersucht, jedoch war mir dieses nur an einem Kopf einigermaassen möglich, weil die übrigen Köpfe zu kurz abgeschnitten waren. An diesem konnte ich nun Folgendes feststellen: Einige Centimeter caudalwärts von dem geschilderten Ohrmuskel kommt ein dem Ohrmuskel, was Sehne und Muskelbauch anbelangt, vollkommen gleicher Muskel zum Vorschein. Seine Sehne kommt von der Linea nuchae, die sie kreuzt, um in die Sehne des gleichartigen, contralateralen Muskels unmittelbar überzugehen. Die Sehne verläuft parallel der Sehne des Ohrmuskels an der seitlichen Nackengegend hinab und geht erst spät, später noch als der Ohrmuskel, in einen kurzen Muskel über, welcher zwischen Ohr und Scapula sich dem STANNIUS'schen M. occipito-humeralis zugesellt. Es scheint dieser Nackenmuskel das Rudiment des Cucullaris zu sein, welcher ja den Walen als ausgebildeter Muskel fehlt. Weiter nach hinten beginnt der ebenfalls sehr reducirte M. rhomboideus superior. Auch dieser Muskel erinnert in seiner äussern Erscheinung sehr an den Ohrmuskel; man kann ihn sich zusammengesetzt denken aus vielen hinter einander angeordneten Muskeln von der Form des Ohrmuskels. Nun sind die Sehnen des Ohrmuskels, des Cucullaris und des Rhomboideus sämmtlich in eine sehr zarte Fascie eingebettet, die oberflächliche Rückenfaszie. Das aber weist auf einen gemeinsamen Ursprung dieser Muskeln hin, welcher jeden Falls nicht der Subcutaneus nuchae ist, wie RUGE das für die Halbaffen von dem betreffenden Ohrmuskel annimmt. — Homolog aber ist der Ohrmuskel dem von RUGE so genannten M. auricularis superior der Halbaffen: Bei diesen Thieren entspringt er von der Crista occipitalis externa, gelegentlich aber bis zur Protuberanz hinauf. Besonders interessant aber ist für uns das von RUGE gefundene Verhalten des Muskels bei einem *Varecia*-Embryo. Hier entspringt er von der Crista occipitalis externa nahe der Protuberanz mittels einer flachen Sehne, welche sich längs der Linea nuchae sup. (das soll wohl heissen Crista occipitalis externa), ihr fest adhären, eine Strecke weit nach aussen (also doch Crista occipitalis externa) erstreckt, um dann erst in den eigentlichen Muskel überzugehen. Also fast ganz so wie bei *Phocaena*, und über die Identität dieses Muskels mit dem entsprechenden Muskel der Halbaffen kann gar kein Zweifel sein. RUGE leitet den Muskel, wie gesagt, vom Subcutaneus nuchae ab, und zwar von einer tieferen Schicht, während er von der oberflächlichen Schicht den schon beschriebenen M. occipito-auricularis (superficialis) ableitet. Da hätte es doch wohl nahe gelegen, den Muskel mit dem Namen M. occipito-auricularis profundus

zu belegen, welcher den Muskel, mag nun sein Ursprung so oder so sein, nicht nur in seiner Herkunft vom Hinterhaupt, sondern auch in Beziehung zu unserm *M. occipito-auricularis superficialis* charakterisirt. — Bei den Halbaffen verläuft nun der *M. occipito-auricularis superficialis* und *profundus* annähernd in gleicher Richtung vom Nacken zum Ohr von hinten-oben nach vorn-unten. Bei *Phocaena* aber hat der *Profundus* einen senkrechten Verlauf, von oben nach unten, eingenommen. Das ist offenbar die Folge der Drehung seines Ansatzpunktes, der *Protuberantia occipitalis externa*, frontalwärts, welche ja bei den Walen eingetreten ist (cf. „Rachen von *Phocaena*“). Innervation: *Facialis*.

4) *M. zygomatico-auricularis* (Taf. 12, Fig. 2 2). Unter dem *Orbito-auricularis*, und von ihm durch dieselbe Fettschicht getrennt, welche auch den *M. occipito-auricularis superficialis* und *profundus* von einander trennt, liegt ein kurzer, dickerer, ebenfalls grobfasriger und brauner Muskel. Er kommt breit von dem stummelartigen *Proc. zygomaticus ossis squamosi* und setzt sich ausschliesslich an den von Knorpeln bedeckten Theil des Ohranges fest, und zwar proximaler als der vorige Muskel, etwa an das mittlere Drittel des Knorpels. Man kann an ihm einzelne mehr oder minder isolirte Züge unterscheiden; besonders setzt sich öfter ein dorsaler und ein ventraler Zug von dem Hauptmuskel ab. Auf Grund dieser Absetzung aber mehrere Muskeln aus diesem Muskel machen zu wollen, geht nicht an, da die Absetzung zu inconstant ist. Sie scheint mir aber ein Zeichen dafür zu sein, dass dieser Muskel ursprünglich aus mehreren Muskeln bestand. — Einen *M. zygomatico-auricularis* haben die Halbaffen nicht. Sie haben aber einen *M. auriculo-labialis inferior*, ein Derivat des *Subcutaneus colli*, welcher von der Unterlippe über den *Proc. zygomaticus* hinweg zum Ohr zieht. Dadurch, dass nun dieser Muskel an dem vorspringenden *Proc. zygomaticus* einen Ansatz gewinnt, wird er in zwei Theile gespalten, in den *Zygomatico-labialis inferior* und den *Zygomatico-auricularis*. Das kommt schon bei den Halbaffen gelegentlich vor, es geht aber dabei der *Zygomatico-auricularis* zu Grunde. Bei den Affen und dem Menschen aber bleibt er erhalten und heisst beim Menschen *M. auricularis anterior profundus* (CRUVEILHIER, cf. SCHWALBE). Es ist derselbe Muskel, welcher sich bei den mit einem *Scutulum* ausgestatteten Thieren in mannigfacher Weise zergliedert. Diese Zergliederung ist, wie gesagt, beim Wale noch angedeutet, ein *Scutulum* aber oder eine Andeutung von einem solchen konnte ich nicht finden. Innervation: *Facialis*.

2. Vergleich des äussern Ohres von *Phocaena* und Seehund.

Die morphologische Kenntniss des Walohres bildet nun den Ausgangspunkt unserer weitem biologischen Forschung, und wir fragen uns: Wie ist die Umwandlung des ursprünglichen Landsäugethierohres in das Walohr vor sich gegangen, und weshalb wurde es rudimentär? Die erste Frage ist bisher noch nicht aufgeworfen und die letzte nur sehr wenig befriedigend beantwortet worden. Man sagte sich, zur Umwandlung der Körperform des Wales aus der typischen Landsäugethierform in die des Fisches war es erforderlich, dass alle Hervorragungen an der Oberfläche des Walkörpers beseitigt wurden. So wurden die männlichen Sexualorgane und die Mammae, und so wurde auch das Ohr unter die Oberfläche verlegt. Der Vortheil, welchen das Verschwinden des äussern Ohres von der Körperoberfläche für die Fortbewegung des Wales hat, kann natürlich nicht geleugnet werden. Indess, das Ohr wurde rudimentär, jene Organe aber nicht. Dieses differente Verhalten des äussern Ohres lässt uns nach einer andern Auffassung suchen.

In der langen Reihe von Veränderungen, welche hier allmählich vor sich gegangen sein müssen, bildet nun das Ohr der „ohrlosen“ Robben eine werthvolle Etappe, weil es mitten zwischen dem Landsäugethierohr und dem Walohr steht: es fehlt ihm ebenso wie dem Walohr ein äusseres, die Körperoberfläche überragendes Ohr und mithin die Function des äussern Ohres als Schallfänger; geblieben ist ihm aber — als Organ temporärer Wassersäugethiere, welche der Luftleitung zum Ohr bei ihrem Aufenthalt ausser Wasser um so mehr bedürfen, als ihr für das Wasserleben angepasstes Auge in der Luft hochgradig myopisch ist — ein functionsfähiger äusserer Ohrgang. Merkwürdiger Weise ist nun die Anatomie des äussern Ohres der ohrlosen Robben, selbst diejenige des so leicht erhältlichen Seehundes, so wenig bekannt — ich fand nur eine kurze und wenig zutreffende Beschreibung des Seehundohres von ROSENTHAL aus dem Jahre 1825 — dass ich mir sie erst schaffen musste:

Den Eingang in den äussern Ohrgang des Seehundes bildet ein Hautschlitz (Fig. E a), welcher, $1\frac{1}{2}$ cm hinter dem lateralen Lidwinkel gelegen, senkrecht gestellt und 1 cm lang ist. Der Ohrgang (Fig. E a) ist, wie beim Wal, 6 cm lang, auch ist er, wie beim Wal, S-förmig gekrümmt. Er stellt, wie beim Wal, eine membranöse Röhre dar, die ebenfalls im distalen Theil rein membranös, im Uebrigen aber mit Knorpel (Fig. D) bekleidet ist. Jedoch ist der rein membranöse

Theil nur $\frac{1}{2}$ cm lang. Auch hat der distale Theil ein wenigstens nicht beständig offenes Lumen, denn hier berühren sich im Ruhezustand die Wände gegenseitig, und das stets freie Lumen beginnt erst im knorpeligen Theil und erstreckt sich bis ans Trommelfell. Im Gegensatz zum Wal ist der äussere Ohrgang scheidenartig, mit oberer und unterer Kante, äusserer und innerer Wand. Eine weit wichtigere Differenz zwischen Wal und Seehund ist aber die, dass der äussere Ohrgang des Seehundes direct unter der Haut, mit seiner ganzen vordern Wand der Schädeloberfläche anliegend, von vorn nach hinten verläuft.

Der Knorpel des Ohranges ist beim Seehund noch hoch entwickelt, wie wir sogleich sehen werden, und in seinen einzelnen Theilen noch vollkommen dem Ohrknorpel des Landsäugethiers vergleichbar. Dieser stellt eine Knorpelplatte dar, die dütenförmig zusammengerollt ist. Soweit die Düte allseitig von Knorpel umschlossen, also vollkommen röhrenförmig ist, reicht der knorpelige Gehörgang; den übrigen breiten, nur löffelförmig zusammengerollten Theil der Knorpeldüte nennt man die knorpelige Ohrmuschel. Gehörgang und Ohrmuschel sind stets durch eine tiefe Incisur des Knorpels von einander getrennt. Die Gestalt des Knorpels ist nun im Einzelnen verschieden, und man kann einen hoch differenzirten und einen gering differenzirten Ohrknorpel unterscheiden. Bei den Landsäugethieren mit hoch differenzirtem Knorpel treten am Gehörgang folgende Umwandlungen des knorpeligen Dütenrohrs ein: Der proximale Theil sondert sich vollkommen von dem übrigen Knorpel, er heisst Ringknorpel oder Basalstück. Im restirenden übrigen Gehörgangsknorpel bildet sich eine tiefe Incisur, welche die sog. Mittelspange von der Tragusplatte trennt (SCHWALBE). Von dem vordersten, durch die schon genannte Incisur von der Tragusplatte abgetrennten Theil der knorpeligen Ohrmuschel löst sich ein Stück Knorpel vollkommen ab, das Scutulum, der Schildknorpel, welcher einer Reihe von Muskeln zum Ansatz dient. — Anders gestaltet sich die Figuration bei den Säugethieren mit gering differenzirtem Knorpel, vor allem also den Halbaffen und Affen. Hier kommt es nicht mehr zur Abschnürung eines Ringknorpels, die Incisur zwischen Mittelspange und Tragusplatte ist weniger tief, und die ganze Differenzirung des knorpeligen Gehörganges besteht nur in kleinen Lücken im Knorpel, den *Incisurae Santorini*. Am Knorpel der Ohrmuschel kommt es nicht mehr zur Absprengung eines Scutulums, sondern nur noch zur Ausziehung des betr. Knorpelabschnitts ohne Absprengung. So entsteht am vordern proximalen Helixrand die *Spina helicis*, zum Ansatz von Muskeln bestimmt. Hand in Hand mit dieser mangelhaften Differenzirung des Knorpels kommt es auch zu einer Reduction der knorpeligen Ohrmuschel: der löffelartige Theil der Ohrmuschel wird kürzer, und es bleibt bei den Anthropoiden und dem Menschen nur noch die Spitze des Löffels andeutungsweise übrig, die sog. DARWIN'sche Spitze.

Vergleichen wir nun mit dem Landsäugethierohr das Ohr des Seehundes. Der knorpelige Gehörgang zeigt hoch entwickelte Differenzirung: Ein dicker, stark ovaler Ringknorpel (Fig. D 1) ist an den nach vorn gerichteten Meatus auditorius externus osseus durch straffes Bindegewebe beweglich befestigt. Es folgt die Mittelspange (2), mit dem Ringknorpel in leicht beweglichem, bindegewebigem Zusammenhang, hierauf eine gut abgegrenzte Tragusplatte (3). Ja, beim erwachsenen Thier ist die Tragusplatte von der Mittelspange sogar vollkommen losgetrennt. An der Ohrmuschel (5) ist der Antitragus (4) allein noch leidlich entwickelt, aber schon sehr dünn. Die Anthelix ist nicht einmal mehr angedeutet; der löffel-

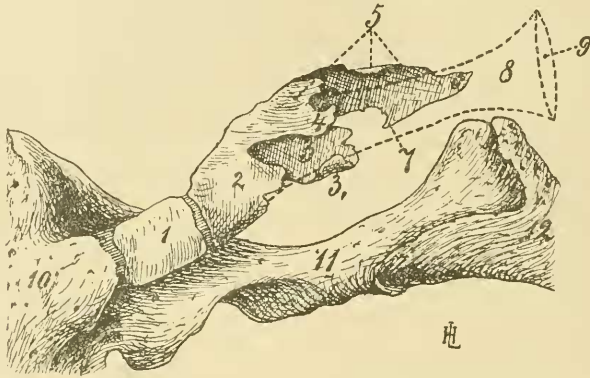


Fig. D. Der Knorpel des äussern Ohres vom Seehund in natürlicher Grösse, rechte Seite. 1 Ringknorpel, 2 Mittelspange, 3 Tragusplatte, 4 Antitragus, 5 Ohrmuschel, 6 Ohrspitze, 7 Spina helieis, 8 membranöser Ohrgang, 9 äussere Ohröffnung, 10 Meatus auditorius osseus ext., 11 Proc. zygomaticus ossis squamosi, 12 Os zygomaticum.

förmige Theil der Ohrmuschel ist nur noch sehr kurz, die Ohrspitze (6) ist aber noch sehr deutlich. Ebenso deutlich ist die Spina helieis (7), während ein Scutulum fehlt. Alles in allem haben wir also am knorpeligen Ohr des Seehundes einen hoch entwickelten knorpeligen Gehörgang, eine stark reducirte knorpelige Ohrmuschel. Von allen diesen Dingen sagt uns ROSENTHAL nur Folgendes: „Der knorpelige Theil des Gehörganges besteht aus 4 breiten Knorpelringen, die durch eine starke Haut mit einander vereinigt werden. Der äussere Knorpelring [gemeint ist wohl die Ohrmuschel] ist an seiner vordern Seite schwach gewölbt und nach oben mit einem kleinen Fortsatz [gemeint ist wohl die Ohrspitze] versehen.“ Diesen Fortsatz hält R. irrthümlich für den Tragus. ROSENTHAL ist

also der auch heute noch allgemein verbreiteten Meinung, dass dem Seehund die Ohrmuschel fehle. Das ist also ein Irrthum, die Ohrmuschel ist vorhanden, liegt aber unter der Haut verborgen.

Vergleichen wir nun den Knorpel des Walohres mit dem Knorpel des Seehundohres resp. demjenigen der Landsäugethiere, so finden wir nur noch bisweilen (in Fig. B a am proximalen Ende des Knorpels) eine SANTORINI'sche Incisur, wohl als Andeutung der Abgrenzung eines Ringknorpels resp. Basalstückes von dem übrigen Gehörgang. Sonst finden wir keinerlei Differenzirungen am Korpel vor, welche die Homologisirung bestimmter Theile mit entsprechenden Theilen des Ohrknorpels der andern Säugethiere rechtfertigen könnten. Insbesondere ist weder ein Gehörgang von einer Ohrmuschel zu differenziren, noch ist eine Ohrspitze, noch eine Spina helicis vorhanden. Es fragt sich nun unter diesen Umständen, ob der noch vorhandene, stark reducirte Ohrknorpel des Wales ausschliesslich als Gehörgangsknorpel oder als Gehörgangsknorpel+Muschelknorpel zu betrachten ist. Eine Entscheidung kann hier ganz allein noch durch den Ansatz der Muskeln getroffen werden. Unter den Muskeln eignet sich der *M. zygomatico-auricularis* am besten für den vorliegenden Zweck, denn er setzt sich constant an die Spina helicis, d. h. also an den proximalsten Theil des Ohrmuschelknorpels an. Der Ansatz des *Zygomatico-auricularis* (Taf. 12, Fig. 2 2) liegt nun bei *Phocaena* im mittlern Drittel des reducirten Ohrknorpels, und so können wir also sagen, dass von dem Ohrknorpel des Wales die proximale Hälfte etwa dem knorpeligen Gehörgang, die distale Hälfte etwa der knorpeligen Ohrmuschel zuzuzählen ist. Schon K. E. v. BAER hat es ausgesprochen, „dass das äussere Ohr dem Wale eigentlich nicht fehle, dass die Muschel sich vielmehr nur röhrenförmig in die Haut zurückgezogen habe“. So erkennen wir auch in diesem kurzen Ausspruch wieder den Meisterblick des unsterblichen Forschers. Wenn nun K. E. v. BAER's Ausspruch bisher nicht die geringste Zustimmung gefunden hat, einfach deshalb, weil auch nicht die Spur eines Beweises von ihm für seine Behauptung beigebracht wurde, so erscheint es nunmehr an der Zeit, das Vorhandensein einer Ohrmuschel beim Wal anzuerkennen.

Eine weitere Frage, welche uns beschäftigen muss, ist: Wie gelangte die Ohrmuschel beim Seehund und beim Wal

unter die Haut? Ganz so einfach, wie es zunächst scheint, ist die Antwort auf diese Frage nicht. Denn ohne weiteres anzunehmen, dass dieser Process die einfache Folge der Reduction des knorpeligen Ohres sei, ist nicht zulässig. Das geht zunächst beim Seehund schon aus der Lage des Tragus hervor. Der Tragus ist der distalste Theil des Gehörganges und liegt bei den Landsäugethieren stets an der Oberfläche des Kopfes. In gleichem Niveau mit dem Tragus aber liegt der Antitragus, der an den Gehörgang stossende proximale Theil der Ohrmuschel. Da nun der Gehörgang des Seehundes nichts weniger als reducirt ist, können wir auch nicht das Hinabsinken des Tragus und der Ohrmuschel von einer Reduction des Gehörganges abhängig machen. Wir müssen daher ein anderes Moment suchen, und dieses scheint sich mir aus folgender Betrachtung zu ergeben: der horizontal nach vorn gerichtete Verlauf des Ohranges beim Seehund ist sehr ungewöhnlich, denn er kommt bei den Landsäugethieren nicht vor. Er wird dadurch herbeigeführt, dass der *M. orbito-auricularis* (Fig. E 3) äusserst kurz ist und die Spitze der Ohrmuschel, an welche er sich ansetzt, dicht am Auge fixirt. Wenn nun bei fortschreitendem Wachsthum des Kopfes die Distanz zwischen Orbitalrand und äusserm knöchernen Gehörgang, d. h. also zwischen dem Fixationspunkt der Ohrspitze einerseits und der Gehörgangsbasis andererseits, grösser wird, wenn aber das zwischen diesen zwei Punkten ausgespannte knorpelige äussere Ohr nicht entsprechend mitwächst — was ja zwar nicht für den Gehörgang, wohl aber für die Ohrmuschel gilt, denn diese ist beim erwachsenen Thier nur um ein Weniges ($\frac{1}{2}$ cm) länger als beim neugeborenen — so muss die weniger fest als die Basis des Gehörganges fixirte Ohrspitze unter die Haut hinabgezogen und die Haut, welche die Ohrspitze umgiebt, entsprechend weit mit eingezogen werden. So kommen denn folgende Differenzen zwischen Ohr des jungen und Ohr des erwachsenen Seehundes zu Stande: 1) Beim neugeborenen 83 cm langen Seehund verläuft der Ohrang noch nicht direct nach vorn zur Lidspalte, sondern mehr schräg zur Stirn. Der beschriebene Zug aber zieht den Ohrang später in die Horizontale. 2) Beim neugeborenen Seehund überragen die Ohrspitzen noch um ein Weniges die äussere Ohröffnung. (ROSENTHAL beschreibt dieses hervorragende Knöpfchen irrthümlich als Tragus; er giebt sein Material, an welchem er arbeitete, nicht an, offenbar aber war es noch jung.) Beim jungen, 103 cm langen Seehund überragte die rechte Ohrspitze sogar die äussere Ohröffnung noch um $\frac{1}{2}$ cm,

während sie auf der linken Seite bereits unter der Kopfoberfläche lag. Beim erwachsenen Seehund endlich liegt die Ohrspitze etwa $\frac{1}{2}$ cm unter der Kopfoberfläche und ist nicht mehr sichtbar. Von der Kopfoberfläche aber führt zur häutigen Auskleidung der Ohrmuschel und des Gehörganges die entsprechend weit eingezogene Haut der Umgebung hinab. So sehen wir also den von mir so genannten, nichts präjudicirenden häutigen, äussern „Ohrgang“ beim Seehund (und auch beim Wal) aus 3 Abschnitten zusammengesetzt: aus der eingezogenen Haut des Kopfes, aus der Haut der Ohrmuschel und aus der Haut des Gehörganges.

Aehnlich, aber nicht gleich, liegt die Sache beim Wal: KÜKENTHAL fand bei einem 2,5 cm langen Embryo von *Phocaena communis* auf der linken Seite noch die den Landsäugethieren eigene Anlage des äussern Ohres in Form der 6 Auricularhöcker. Auf der rechten Seite fehlten sie und waren nach meiner Auffassung hier bereits unter das Niveau der Haut hinabgezogen. Weiter sah ich bei einem 48 cm langen, nicht näher bezeichneten und auch noch nicht näher bestimmbarcn Zahnwalembryo aus der Sammlung der hiesigen Anatomie den Ohrgang in einem Bogen aus der Tiefe kommen und dann mindestens in $\frac{2}{3}$ seiner Länge direct unter der Haut horizontal nach vorn verlaufen. Weitere Stadien von Embryonen standen mir leider nicht zur Verfügung, denn dem sonst so vielfach von mir wegen seiner guten Conservirung zum Vergleich benutzten *Phocaena*-Embryo von 68 cm Länge fehlte bereits die Kopfhaut grössten Theils, als er in meine Hände kam. Beim nächsten in Betracht kommenden Object, der 90 cm langen jungen *Phocaena*, verlief der Ohrgang bereits so wie beim erwachsenen Thier, d. h. horizontal nach aussen mit einer leichten Neigung seines distalen, die Haut durchsetzenden Theiles nach vorn. Aus alle dem ist nun folgender Schluss gestattet: die Ohrmuschel des Zahnwales überragte so wie diejenige des Seehundes ursprünglich die Oberfläche des Kopfes. Auch machte das Zahnwalohr ein Stadium durch, in welchem der Ohrgang horizontal nach vor verlief, wie der des Seehundes. Beide Stadien liegen stammesgeschichtlich sehr weit zurück. In späterer Zeit aber, als das Ohr rudimentär wurde, gab das Zahnwalohr den Verlauf nach vorn wieder auf, um wieder, wie bei den Landsäugethieren, horizontal nach aussen zu verlaufen. — Was nun das Zurücksinken des rudimentären Walohres unter die

Hautoberfläche anbelangt, so muss hier unsere Auffassung der Ursache eine etwas andere sein als beim Seehund. Beim Wal liegt eine so starke Reduction nicht nur des knorpeligen Gehörganges, sondern auch der knorpeligen Ohrmuschel vor, dass bei der starken Entwicklung der Speckschicht das äusserste Ende der Ohrmuschel gar nicht die äussere Körperoberfläche auf die Dauer überragen konnte. Der Ohrknorpel, in fester Verbindung mit dem knöchernen Schädel, gelangte vollkommen unter die Haut, und diese wurde entsprechend tief röhrenartig eingezogen.

Endlich vermag uns der Vergleich mit dem Seehundohr noch darüber aufzuklären, in welcher Weise das jetzt rudimentäre Walohr in einer frühern Zeit der Stammesgeschichte seiner Function gedient hat.

Bei den theils im Wasser, theils am Lande lebenden Wassersäugethieren ist es vortheilhaft, dass während des Aufenthalts unter dem Wasser der äussere Gehörgang wasserdicht verschlossen sei. Denn wäre er es nicht, so würde ein scharfes Hören nach dem Auftauchen so lange unmöglich sein, bis das während des Tauchens in den Gehörgang gedrungene Wasser, sei es durch Schüttelbewegungen des Kopfs, sei es durch Verdunstung wieder aus demselben verschwunden wäre. Wie sehr nun selbst ganz geringe, den Gehörgang nicht einmal verlegende, sondern nur das Trommelfell in seiner Schwingungsfähigkeit beeinträchtigende Wassermengen das Gehör herabsetzen, bis etwa auf den 3. oder 4. Theil der normalen Hörweite, können wir an uns selber beobachten, wenn nach dem Ausspritzen des Gehörganges auch nur etwas Wasser an der gedachten Stelle zurückblieb. Wir können nun beim temporären Wassersäugethier zwei Arten des Gehörgangsverschlusses unterscheiden:

1) Der active Verschluss. Ein Beispiel desselben ist das Nilpferd. Es zieht, kurz bevor es tauchen will, seine kleinen Ohrmuscheln rückwärts und legt sie ganz flach an das Hinterhaupt. Beim Wiederauftauchen schüttelt es das offenbar in der Ohrmuschel lagernde Wasser ab. Wie im Einzelnen durch die gedachte Ohrenbewegung ein Verschluss des Gehörganges zu Stande kommt, wissen wir nicht, wahrscheinlich ist es wohl, dass eine Art Abknickung des Meatus eintritt. Dieser Modus des Verschlusses ist als ein mühevollerer zu betrachten als der folgende, und die Fähigkeit, den Gehörgang auf diese Weise abzuschliessen, repräsentirt daher die unvollkommenere Art der Anpassung an das Wasserleben.

2) Der passive Verschluss. Dieser Verschluss ist dem Seehund eigen. Befindet sich der Seehund mit seinem Kopf über Wasser, so bemerkt man, wenigstens wenn das Thier sich beobachtet fühlt — und das ist ja in einem zoologischen Garten, in welchem ich den Seehund wiederholt aufsuchte, um das Verhalten seines Ohres zu prüfen, stets der Fall — kurz hinter dem lateralen Augenwinkel ein kreisrundes Loch etwa von der Grösse einer Flintenkugel; das ist die aufgerissene äussere Oeffnung des Ohrganges. Ob nun der Seehund sein Ohr schliesst in dem Moment, in welchem er tauchen will, oder ob er mit geschlossenem Ohr wieder auftaucht, das war mir nicht möglich zu constatiren, denn das Niedertauchen geht blitzschnell vor sich, und das Wiederauftauchen geschah immer an einer Stelle des grossen Bassins, an welcher man es am wenigsten vermutete, kurz, plötzlich war der Seehund verschwunden, und ebenso plötzlich war er wieder da. Indess kann es, nach den vorhergegangenen Erörterungen, gar keinem Zweifel unterliegen, dass der Ohrgang des tauchenden Seehundes geschlossen ist. Es fragt sich also: wie kommt die Oeffnung des Ohrganges, wie seine Schliessung zu Stande? Nach den schon erörterten anatomischen Verhältnissen kann die Schliessung passiv, allein durch den Druck des Wassers, erfolgen. Dieser Modus ist um so sicherer anzunehmen, weil ein Muskel, welcher im Sinne der Schliessung wirken könnte, gar nicht vorhanden ist (cf. später). Im Ruhezustand liegt nun, wie erörtert, im distalen, rein membranösen Theil des äussern Ohrganges die laterale Wand desselben der medianen dicht an, der äussere Ohrgang ist daher geschlossen, in dem Sinne etwa, wie die Urethra geschlossen ist. Taucht nun das Thier, so wird der Wasserdruck den Verschluss verstärken — und zwar um so mehr, je tiefer das Thier taucht — denn der Ohrgang liegt, wie erörtert, mit seiner Breitseite direct unter der Haut und ist deshalb dem Wasserdruck leicht zugänglich. Dieser vollkommen automatische Verschluss ist jeden Falls für das Thier der bequemere und stellt ebenso wie der automatische Verschluss der äussern Nasenöffnung (cf. „Rachen von *Phocaena*“) bei den Walen eine geradezu vollendete Anpassung an den Aufenthalt im Wasser dar; deshalb ist auch der Verlauf des Ohrganges beim Seehund unter der Haut nach vorn als exquisite Anpassungserscheinung zu deuten. Hingegen muss das Thier, wenn es sich an der Luft befindet und gut hören will, seinen äussern Ohrgang durch Muskelkraft öffnen und offen erhalten. Hierdurch befindet sich das Thier gegenüber den Landsäugethieren zwar im Nachtheil, aber es ist doch für das Wassersäugethier dieser, was die Anspannung

der Ohrmuskeln anbelangt, dem Vorgang beim Nilpferd geradezu entgegengesetzte Vorgang bequemer. Denn beim Tauchen ist ohnehin die übrige Körpermusculatur aufs höchste angespannt im Gegensatz zum Landaufenthalt, welcher fast ausschliesslich der Ruhe dient.

Fragen wir uns nun, welchen Functionsmodus das äussere Ohr des Wales einst, als dieses Thier sich noch im Stadium des temporären Wassersäugethieres befand, gehabt hat, den activen des Nilpferdes oder den passiven des Seehundes, so wird unser Urtheil wohl zu Gunsten der vollkommnern Einrichtung des Seehundes ausfallen müssen. Dass dieses nun aller Wahrscheinlichkeit nach der Fall ist, soll den Schluss unserer Betrachtungen über das äussere Ohr bilden. Zu ihrer Durchführung ist es aber nothwendig zunächst die Musculatur des Seehundohres kennen zu lernen.

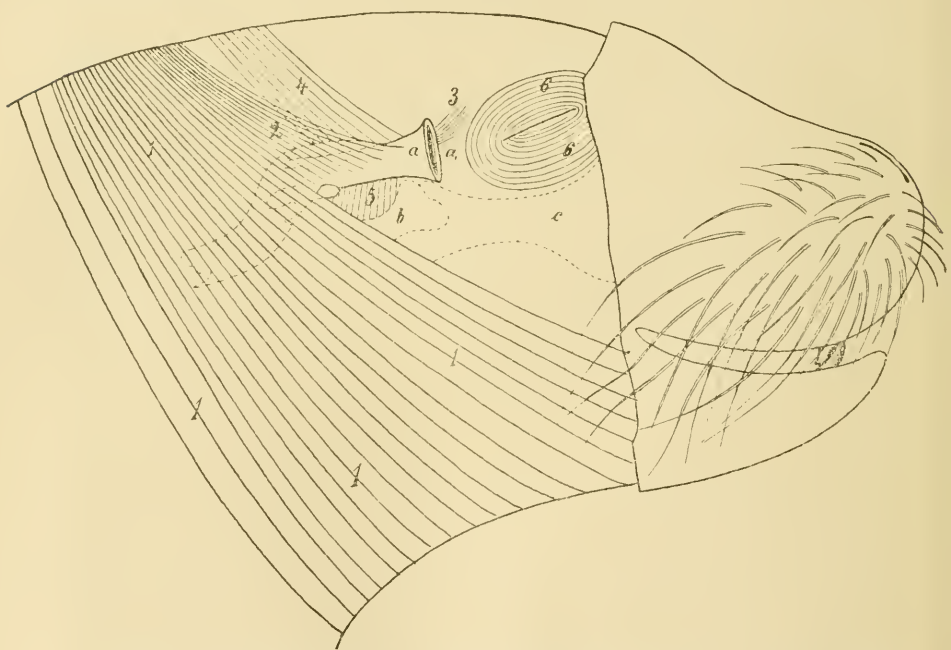


Fig. E. Ohrmusculatur eines erwachsenen Seehundes. 3 : 5. 1 vorderes Ende des allgemeinen Hautmuskels, 2 M. occipito-auricularis superficialis, 3 M. orbito-auricularis, 4 M. occipito-auricularis profundus, 5 M. zygomatico-auricularis, 6 M. orbicularis oculi, a äusserer Ohrgang, membranöser Theil, der Knorpel ist schraffirt, a' äussere Ohröffnung, b Proc. zygomat. ossis squamosi, c Os squamosum.

Auch sie scheint, wie der Ohrknorpel, allein von ROSENTHAL beschrieben zu sein. R. fand nun, ebenso wie ich, 4 Muskeln, jedoch

sind nur 2 Muskeln der Wirklichkeit entsprechend von ihm gefunden worden (mein Muskel 1 und 4). Im Uebrigen aber ist die Beschreibung ungenau, sehr kurz und die Deutung der Function der Muskeln gänzlich verfehlt, so dass ich kein Unrecht zu begehen glaube, wenn ich die R.'schen Untersuchungen nicht weiter berücksichtige.

Das Seehundsohr hat nun folgende Muskeln:

1) *M. occipito-auricularis superficialis* (Fig. E 2). Er ist der vorderste gegen den äussern Ohrgang ausstrahlende, kräftige Zug des ebenso kräftigen Hautmuskels (*1*), welcher, als Fortsetzung des allgemeinen Hautmuskels auf den Kopf, vom Nacken zum Hals und Unterkiefer ausstrahlt. Er setzt sich an die laterale Wand des membranösen Ohranges, soweit sie vom Knorpel unbedeckt ist, an und geht vorn in feine Sehnenfäden über, welche bis in die Haut der lateralen Lippe der äussern Ohröffnung ausstrahlen. Der Muskel gewinnt an seinem hintern obern Ende mit seinen tiefern Schichten einen festen Ansatzpunkt an der *Protuberantia occipitalis externa*, wodurch ihm eine besonders kräftige Wirkung garantirt wird. Diese besteht darin, den in der Ruhe geschlossenen, vordersten Theil des membranösen äussern Ohranges zu öffnen, indem der Muskel die laterale Wand dieses Theiles des Ohranges von der medianen, grössten Theils durch die knorpelige Ohrmuschel gestützten und in seiner Lage gehaltenen Wand abzieht.

2) *M. orbito-auricularis* (Fig. E 3). Er kommt vom obern Orbitalrand und geht an die Spitze der rudimentären Ohrmuschel und die mediane Lippe der äussern Ohröffnung. Dieser kurze Muskel ist beim jungen Seehund noch vollkommen fleischig, beim erwachsenen Seehund aber findet man ihn in ein festes, kurzes, straffes Ligament umgewandelt, in welchem nur noch spärlich eingestreute Muskelfasern an seine ursprüngliche Beschaffenheit erinnern. (Man vergleiche hiermit den *M. zygomatico-facialis* des Wales, der eine ähnliche Beschaffenheit hat!) Seine entwicklungsgeschichtliche Bedeutung ist bereits gewürdigt und besteht, um es zu wiederholen, darin, dem äussern Ohrgang seine Richtung nach vorn zu geben zur Erzielung des bequemsten Ohrverschlusses beim Aufenthalt im Wasser. Wie die Umwandlung in Bindegewebe zeigt, ist die Function dieses Muskels schliesslich nicht mehr diejenige eines Muskels, sondern eines Ligaments, dazu bestimmt, die knorpelige Muschel und die mediane Lippe der äussern Ohröffnung dicht an der Seite des Schädels zu fixiren. Die Fixation der medianen Wand des distalen Abschnitts des Ohranges ist aber nothwendig,

wenn durch die Wirkung des *M. occipito-auricularis superficialis* auf die laterale Wand dieses Abschnitts wirklich eine Eröffnung desselben zu Stande kommen soll.

3) *M. occipito-auricularis profundus* (Fig. E 4). Dieser sehr kräftige Muskel liegt tiefer als die beiden vorigen Muskeln. Sein Ursprung ist 1 cm vor der *Protuberantia occipitalis externa* an der *Crista sagittalis*, welche an dieser Stelle, soweit der Muskel von ihr entspringt, verbreitert ist. Sein Ansatz ist die dorsale Kante des Muschelknorpels. Er zieht den distalen Theil des äussern Ohranges nach oben, eine Bewegung, welche durch die lockere Befestigung der Mittelspange des Gehörganges an den Ringknorpel ermöglicht wird. Man könnte nun annehmen, dass die Möglichkeit der Emporziehung der Ohröffnung dem Thier deshalb gegeben sei, damit ihm, wenn es an der Oberfläche des Wassers schwimmt, das letztere nicht so leicht in das zum Hören geöffnete Ohr eindringe. Allein das scheint mir nur ein Nebenzweck, wenn auch ein sehr nützlicher, dieser Einrichtung zu sein. Viel werthvoller aber scheint mir der Umstand zu sein, dass durch die schräge Richtung des emporgezogenen Ohranges die Fasern des *M. occipito-auricularis superficialis* eine für die Eröffnung des Ohranges effectvollere, mehr winklige Richtung zum Ohrang erhalten.

Es ist nun auffallend, dass im Vergleich mit dem Wal beim Seehund der Ansatzpunkt sowohl des *M. occipito-auricularis superficialis* als des *Profundus* am Schädel nach vorn verschoben ist. Das ist offenbar die nothwendige Folge der Verschiebung der äussern Ohröffnung beim Seehund nach vorn.

4) *M. zygomatico-auricularis* (Fig. E 5). Vom dorsalen Rande des an den äussern knöchernen Gehörgang stossenden hintern Theiles des *Proc. zygomaticus ossis squamosi* entspringt beim jungen Seehund ein noch gut ausgeprägter Muskel, welcher sich zur *Spina helices* biegt. Beim erwachsenen Seehund findet man statt dessen nur noch spärliche Muskelfasern vom *Proc. zygomaticus* schräg nach vorn zum untern Rande des Ohranges verlaufen. Wenn man diesen Fasern noch eine Function zuschreiben will, so ist es die, den emporgehobenen Ohrang wieder in seine Ruhelage herabzuziehen. Allein dieser Vorgang scheint sich der ganzen Sachlage gemäss hinreichend präcis genug passiv vollziehen zu können, so dass der überflüssige Muskel der Reduction anheimfiel.

Betrachten wir nun den *M. orbito- und zygomatico-auricularis* als functionslos, was in Anbetracht ihrer Reduction wohl ohne weiteres

statthaft ist, so sehen wir beim Seehund die Oeffnung des Ohres durch die combinirte Wirkung zweier Muskeln, die Schliessung aber ohne Muskelwirkung allein durch den Ruhezustand des Ohres mit Unterstützung des Wasserdrucks sich vollziehen, in der That ein sinnreicher Mechanismus, wie er einfacher nicht gedacht werden kann. Vergleichen wir nun die Ohrmuskeln des Seehundes mit denjenigen des Wales, so finden wir bei beiden genau dieselben Muskeln.

Fragen wir uns nun, nachdem wir gesehen haben, dass nicht nur der Bau des äussern Ohranges beim Wal und beim Seehund auffallende Aehnlichkeiten zeigt, sondern dass auch die Ohrmuskeln beider Thiere vollkommen übereinstimmen, ob denn auch der Mechanismus des Oeffnens und Schliessens beim Walohr einmal derselbe gewesen, wie er beim Seehund ist, so können wir das so ohne weiteres nicht bejahen. Denn der ganze Mechanismus beim Seehund ist gebunden an den Verlauf des Ohranges unter der Haut parallel der Oberfläche des Schädels. Bei *Phocaena* aber verläuft er senkrecht zur Oberfläche. Aus diesem Dilemma aber befreit uns die Beobachtung, dass bei dem 48 cm langen Zahnwalembryo der Ohrang so wie beim Seehund verläuft. Kannten wir auch die Species des Zahnwalembryos nicht, so lässt sich doch aus der Thatsache, dass tiefgreifende anatomische Unterschiede zwischen den einzelnen Zahnwalspecies nicht vorhanden sind, schliessen, dass der Verlauf des Ohranges beim *Phocaena*-Embryo nicht anders sein wird als bei jenem nicht bestimmbarern Embryo. Das aber führt uns zu dem Schluss, dass *Phocaena* im Besondern und die Zahnwale im Allgemeinen zu der Zeit, als sie noch temporäre Wassersäugethiere waren, einen Mechanismus der Oeffnung und der Schliessung des äussern Ohres besaßen, welcher analog war dem Mechanismus beim Seehund.

Als nun der Aufenthalt auf dem Lande von den Walen aufgegeben wurde und der Walkörper hydrostatisch sich so gestaltete, dass bei der gewöhnlichen Ruhelage an der Oberfläche des Wassers das Ohr sich unterhalb der Wasserlinie befand, da hatte der Wal keine Veranlassung mehr, sein äusseres Ohr zur Aufnahme der Schallwellen aus der Luft zu öffnen, und zur Aufnahme der Schallwellen aus dem Wasser erhielt das Ohr eine andere Einrichtung, die wir später unter-

suchen werden. So wurden die Muskeln functionslos und rudimentär, und der stets geschlossene Ohrgang verfiel demselben Schicksal.

II. Das mittlere Ohr.

1. Die Knochen der seitlichen Schädelbasis.

An der ganzen Umgestaltung des Schädels der Zahnwale ist die Schädelbasis sehr erheblich beteiligt. Wir finden zwar alle an der Bildung derselben beteiligten Knochen auch hier wieder, und zwar im Allgemeinen auch in der für die Landsäugethiere geltenden Nebeneinanderlagerung, im Einzelnen aber sind sie sehr stark verändert.

Ein Blick auf die ventrale Fläche der Schädelbasis von *Phocaena* (Fig. F) zeigt uns zunächst den harten Gaumen, bestehend aus Zwischenkiefer (1), Vomer (2), Maxillare (3), Palatinum (4) und aus dem zur Gaumenfläche umgebogenen Theil des Pterygoids (5). Hinter dem harten Gaumen wird die ganze mittlere Partie der Schädelbasis von einer breiten, sich von vorn nach hinten ziehenden Halbrinne eingenommen, welche nach vorn zu in die „falschen Choanen“ übergeht (cf. „Rachen“), zwischen welchen die verticale Platte des Vomers (7) aufgerichtet ist. Die Rinne wird gebildet vom Basioccipitale (8) und vom Basisphenoid, dem als Deckknochen die horizontale Platte des Vomers (6) aufgelagert ist, und ist bestimmt zur Aufnahme des Rachenschlauchs.

Die grosse Knochenmulde.

Die seitliche Partie der Schädelbasis nun ist es, welche wir wegen ihrer innigen Beziehung zum Ohr genauer untersuchen müssen. Dabei soll alles das, was nur dem Walschädel eigenthümlich ist, durch gesperrten Druck hervorgehoben werden. Man kann sagen, dass die ganze seitliche Schädelbasis durch mehr oder minder steile Erhebung von Knochenpartien an ihren Rändern zu einer Art Mulde umgestaltet ist, die vorn flach beginnt und hinten bis 2 cm und darüber tief wird. An der vordern Spitze unseres Gebiets bemerken wir das Zygomaticum. An ihm ist eine merkwürdige Differenzirung eingetreten, denn es besteht aus einem eigentlichen Corpus zygomaticum (13) und aus einem langen spangenförmigen Fortsatz, welcher sich hinten mit dem Proc. zygom. squamosi (12') verbindet. Diese Spange bildet die untere rudimentäre Wand der Orbita. Das Jochbein liegt schon zum Theil der ventralen Fläche des mächtig ent-

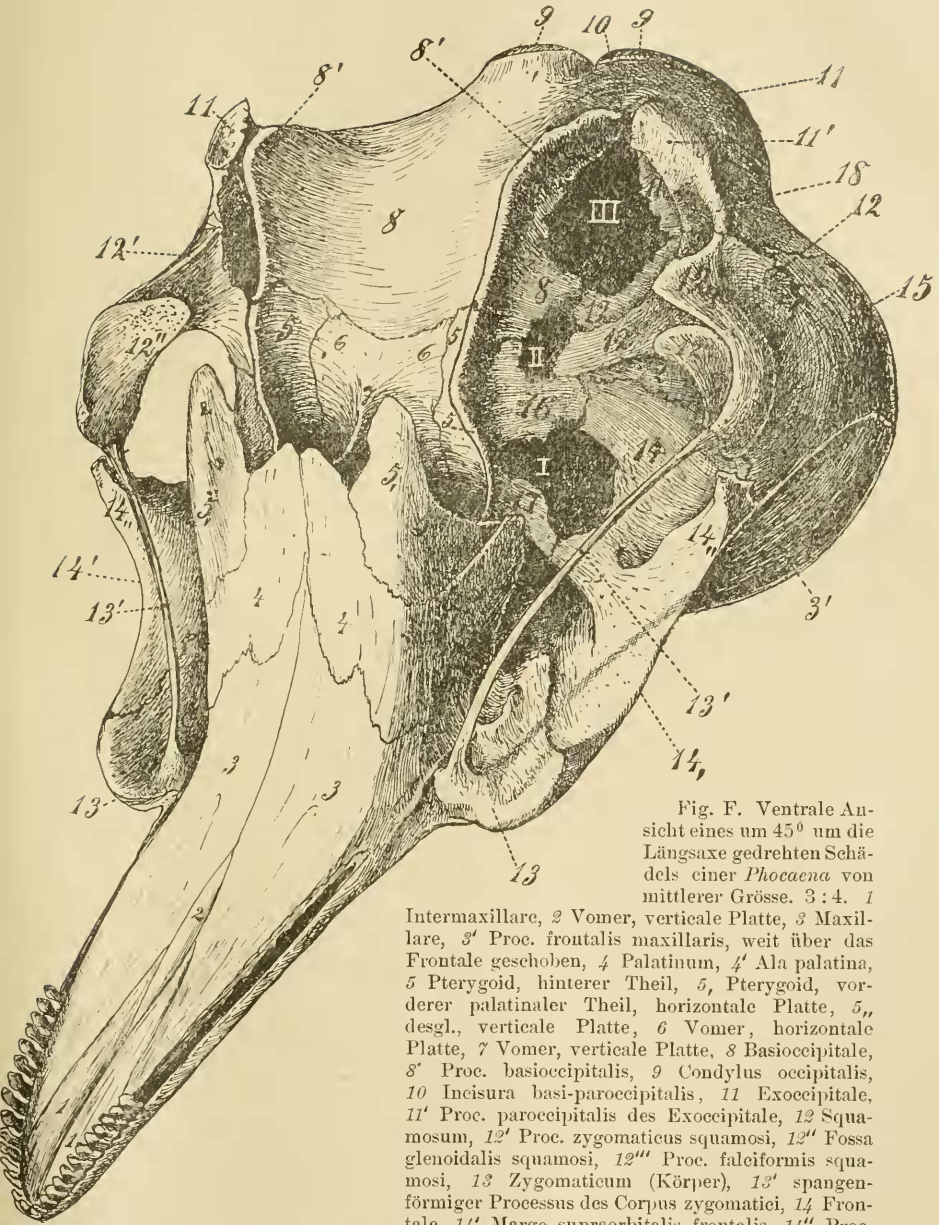


Fig. F. Ventrale Ansicht eines um 45° um die Längsaxe gedrehten Schädels einer *Phocaena* von mittlerer Grösse. 3 : 4.

1 Intermaxillare, 2 Vomer, verticale Platte, 3 Maxillare, 3' Proc. frontalis maxillaris, weit über das Frontale geschoben, 4 Palatinum, 4' Ala palatina, 5 Pterygoid, hinterer Theil, 5, Pterygoid, vorderer palatinaler Theil, horizontale Platte, 5,, desgl., verticale Platte, 6 Vomer, horizontale Platte, 7 Vomer, verticale Platte, 8 Basioccipitale, 8' Proc. basioccipitalis, 9 Condylus occipitalis, 10 Incisura basi-paroccipitalis, 11 Exoccipitale, 11' Proc. paroccipitalis des Exoccipitale, 12 Squamosum, 12' Proc. zygomaticus squamosi, 12'' Fossa glenoidalis squamosi, 12''' Proc. falciformis squamosi, 13 Zygomaticum (Körper), 13' spangenförmiger Processus des Corpus zygomatici, 14 Frontale, 14' Margo supraorbitalis frontalis, 14'' Proc.

postorbitalis frontalis, 15 Parietale, 16 Alisphenoid, 17 Orbitosphenoid, 18 halbkreisförmige Incisur zur Verbindung mit dem Tympanicum, I vordere Lücke der Schädelbasis (Foramen opticum + Foramen lacerum anterius + Foramen rotundum), II mittlere Lücke der Schädelbasis (Foramen ovale + Emissarium venosum), III hintere Lücke der Schädelbasis (Foramen lacerum medium + posticum).

wickelten Frontale (14) auf, welches dorsal bedeckt wird von dem zu einer enormen Knochenplatte umgestalteten Proc. front. maxillae (3'). Der lange Margo supraorbitalis (14_i) endet hinten mit dem starken Proc. postorbitalis (14_{ii}). Nach hinten schliesst sich an das Frontale das glatte Parietale (15) an. Von ihm ist nur die an der Seitenfläche des Schädels gelegene Partie sichtbar, denn die an der Schädelbasis gelegene Partie wird bis zu den grossen Lücken (II u. III) fast vollkommen vom Squamosum (12) bedeckt. Dieses ist also von der Bildung der eigentlichen, das Gehirn umschliessenden Schädelkapsel vollkommen ausgeschlossen, wie das auch z. B. beim Schaf (BEAUREGARD) der Fall ist. Von der kleinen, dünnen Schuppe erhebt sich ein mächtiger, die Hauptmasse des Squamosum bildender Proc. zygomaticus squamosi (12', bes. linke Seite). Er trägt an seinem vordern Ende die flache, nach vorn gerichtete Fossa glenoidalis (12''). Seine mediane Kante entsendet einen frei in die grosse Mulde der Schädelbasis hineinragenden plattenartigen Processus (12'''), den Proc. falciformis (BEAUREGARD). Das Exoccipitale (11) hat einen kräftigen, ca. 1½ cm hohen Proc. paroccipitalis (11'). Das Basioccipitale (8) bildet weiterhin mit seiner lateralsten Partie den Boden der Mulde. Von dieser Partie erhebt sich ein ca. 2 cm hoher Processus, der Proc. basioccipitalis (8'') heissen möge. Zwischen ihm und dem Proc. paroccipitalis befindet sich eine tiefe Incisur, die den Namen der Incisura basi-paroccipitalis (10) verdient. Die Verlängerung des Proc. basioccipitalis nach vorn wird gebildet von dem zu einer mächtigen verticalen Platte umgebildeten Pterygoid (5), welches eine tiefe Incisur, die Incisura tubaria, trägt. Der vordere Theil dieser Platte wendet sich mit seiner ventralen Partie zuerst nach innen und ist zunächst in der Figur nicht mehr sichtbar; er krümmt sich dann nach aussen um, wodurch eine horizontale Platte (5) entsteht, welche die Fortsetzung des harten Gaumens nach hinten bildet. Diese horizontale Platte schlägt sich endlich zu einer verticalen Platte (5_i) um, welche mit einem freien, in der Figur nicht sichtbaren Rand endigt. Seitlich vom Pterygoid bemerkt man am Grund der Mulde das Alisphenoid (16) und das Orbitosphenoid (17). Vorn stösst das Pterygoid an das Gaumenbein. An ihm unterscheidet man eine horizontale Fläche (4), welche den harten Gaumen mitbilden hilft, und eine verticale Fläche, welche die vordere mediane Begrenzung der Mulde bildet und an das Maxillare (3) stösst. Von der verticalen Fläche geht ein flügelartig ab-

stehender, nach hinten gerichteter Fortsatz (4') aus, der Proc. alaris palatini heissen mag.

Im Grunde dieser so umgrenzten Mulde der Schädelbasis bemerken wir in ihrem vordersten Theil zwischen Palatinum, Zygomaticum und Frontale eine in der Figur mit keiner Bezeichnung versehene Grube, den Eingang in den Sinus pneumaticus frontalis, welcher dem Hirnschädel von vorn her aufgelagert ist. In der eigentlichen Basis des Hirnschädels bemerken wir nun anstatt der für den Durchgang der Nerven bestimmten, den Landsäugethieren eigenen Löcher drei hinter einander gelegene, unregelmässig gestaltete grosse Lücken. Um diese Lücken zu homologisiren, müssen wir die durch dieselben tretenden Nerven bestimmen. Es tritt durch die vordere Lücke *I*: 1) der N. opticus, 2) die Bewegungsnerven des Augapfels, 3) der 1. Ast des N. trigeminus, 4) der 2. Ast des N. trigeminus. Die Gebilde 1—3 verlaufen von innen nach aussen durch diese Lücke, da sie der Orbita zustreben; der 2. Ast des Trigemini aber strebt nach vorn dem Maxillare zu, die übrigen Nerven von unten her kreuzend. Was nun die Homologisirung dieser Lücke *I* anbelangt, so entspricht sie also folgenden vereinigten Löchern: 1) dem Foramen opticum, bei den Landsäugethieren das Orbitosphenoid durchbohrend; 2) und 3) dem Foramen lacerum anticum; 4) dem Foramen rotundum, sonst im vordern Theil des Alisphenoids gelegen.

Durch die kleinste mittlere Lücke *II* tritt medial der 3. Ast des Trigemini aus, sie entspricht also dem Foramen ovale, welches sonst im hintern Theil des Alisphenoids liegt. Lateral dient die Lücke als venöses Emissarium, wie wir später sehen werden.

In der grössten hintern Lücke *III* liegt beim Embryo von *Phocaena*, nicht aber beim ältern Thier, das Perioticum, welches mit dem Tympanicum vereinigt ist. Sie entspricht also der Lücke, welche bei der systematischen Eintheilung des Schädels in Segmente zwischen dem parietalen und occipitalen Segment für das Perioticum bleibt. Der vordere Theil dieser Lücke wäre also als das vor dem Herabsinken des Perioticums zwischen diesem und dem Parietalsegment befindliche Foramen lacerum posticum anzusehen. Wie bei den übrigen Säugethieren durch das Foramen lacerum posticum, tritt bei den Zahnwalen durch die hintere Partie der Lücke der N. glosso-pharyngeus, der N. vagus und der N. recurrens und dazu, am meisten nach vorn, die Vena jugularis.

Von den Löchern an der Schädelbasis der Landsäugethiere sind nur folgende geblieben: 1) Das Foramen caroticum. Es liegt dort, wo

Basioccipitale, Alisphenoid und Pterygoid zusammenstossen und zwar ganz dicht an der lateralen Seite des hohen, durch den Proc. basioccipitalis und das Pterygoid gebildeten Knochenkamms. Es ist äusserst eng und ist in der Figur sichtbar, jedoch ohne Bezeichnung. Der ebenfalls sehr enge Canalis caroticus durchsetzt von hier aus schräg nach innen oben das Präsphenoïd. 2) Das Foramen condyloideum für den N. hypoglossus. Es liegt sehr versteckt am Boden der Incisura basi-paroccipitalis und führt in einen langen Canalis condyloideus, welcher die Schädelbasis zwischen Basioccipitale und Exoccipitale nach hinten und etwas nach innen zu durchbohrt.

So sind die Lücken der Schädelbasis bei einem mittelgrossen Exemplar von *Phocaena* gestaltet. Je kleiner aber das Exemplar ist, um so grösser sind die Lücken; es fliessen zuerst Lücke *II* und *III* zusammen und schliesslich beim 68 cm langen Embryo alle 3 Lücken. Andererseits finde ich bei dem einzigen erwachsenen Exemplar (150 cm Skelettlänge), welches mir zugänglich war, die Lücken sehr viel kleiner und regelmässiger gestaltet. Insbesondere hat sich von Lücke *I* ein typisches Foramen opticum abgesondert. Lücke *II* hat sich in zwei Foramina verwandelt, in ein inneres ovales für den 3. Ast des Trigemini und in ein äusseres rundes, welches offenbar als venöses Emisarium dient. Auch sind bei diesem Exemplar die sonst papierdünnen, die Lücken begrenzenden Knochen der Schädelbasis compacter geworden.

Aehnlich so wie bei *Phocaena* liegen die Verhältnisse bei *Delphinus delphis*, von welchem mir ebenfalls Schädel aus verschiedenen Alterslagen zur Verfügung standen. Im Uebrigen untersuchte ich noch, nach dem Zustand der Nähte zu schliessen, ausschliesslich ausgewachsene Schädel, und zwar von *Delphinus tursio*, *Delphinus rostratus*, *Globiocephalus melas* und *Monodon monoceros*. Hier waren die Verhältnisse ähnlich denjenigen bei der erwachsenen *Phocaena*, d. h. typisches Foramen opticum und ovale, dazu kleinere Lücken *I* und *III*. Es dürften sich somit bei allen Zahnwalen die Verhältnisse an der Schädelbasis mit zunehmendem Alter derart verschieben, dass sie denen der Landsäugethiere immer ähnlicher werden, und aus dieser Veränderlichkeit der Lücken dürften sich die oft diametral entgegengesetzten Beschreibungen der verschiedenen Autoren erklären.

Aus alledem ergibt sich als charakteristisch für die seitliche Schädelbasis der Zahnwale ihre muldenartige Umwandlung und ihre einestheils verzögerte, andertheils nie vollkommen erfolgende Verknöche-

rung. Von den Knochen der Schädelbasis haben vier Auswüchse getrieben, das Basioccipitale (Proc. basioccipitalis), das Pterygoid (palatinaler Antheil), Palatinum (Proc. alaris) und Squamosum (Proc. falciformis). Alle diese Veränderungen an den Knochen unseres Gebietes haben den gemeinsamen Zweck, das Leben des Säugethieres im Wasser auf die Dauer zu ermöglichen. Das werden unsere Auseinandersetzungen noch ergeben.

Das Tympano-Perioticum.

In der Fig. F vermissen wir die beiden letzten und uns naturgemäss am meisten interessirenden Knochen der Schädelbasis, das Tympanicum und das Perioticum. Denn sie fehlen an allen gut macerirten Zahnwalschädeln, weil sie nur durch Bindegewebe an der Schädelbasis befestigt sind. (Ausgenommen hiervon ist nur *Delphinus gangeticus* nach HYRTL.) Das kommt bei keinem andern Säugethier, auch nicht bei den Bartenwalen, vor. Das Tympanicum ist aber mit dem Perioticum verwachsen, so dass man von einem Tympano-Perioticum reden kann. Das Os temporum der Säugethiere zerfällt also beim Zahnwal in das am Schädel festgewachsene Os squamosum und das mit ihm knöchern nicht verbundene Tympano-Perioticum. Das erinnert uns stark an gewisse Ungulaten, z. B. an das Pferd, den Tapir, bei welchem das Tympano-Perioticum ebenfalls nicht mit dem Squamosum verwächst. Doch wird es hier von ihm und dem Exoccipitale so umklammert, dass es bei der Maceration am Schädel bleibt.

In diesem Capitel wollen wir nun allein die äussere Form des Tympano-Perioticums und seine Beziehung zum Schädel betrachten.

Die äussere Form (Fig. G) ist so vollkommen von derjenigen der übrigen Säugethiere, mit Ausnahme der Bartenwale, verschieden, dass sie eingehend betrachtet werden muss. Am Tympanicum sowohl wie am Perioticum wollen wir einen Körper und zwei Fortsätze unterscheiden, mittels deren die Körper an einander gefügt sind. Der Körper des Tympanicum entspricht der sog. Bulla tympanica vieler Säugethiere und gleicht einer Muschel mit einem breiten, nach oben gerichteten und von vorn nach hinten durchgehenden Spalt. Der Spalt theilt die Bulla in eine äussere und innere Lippe. Der Körper des Perioticum ist das Petrosum und hat die Gestalt einer 6. Die Fortsätze sind ebenfalls nichts Neues, sie finden sich auch bei denjenigen Säugethieren, bei welchen Perioticum und Tympanicum ohne Zwischenlagerung des Squamosums

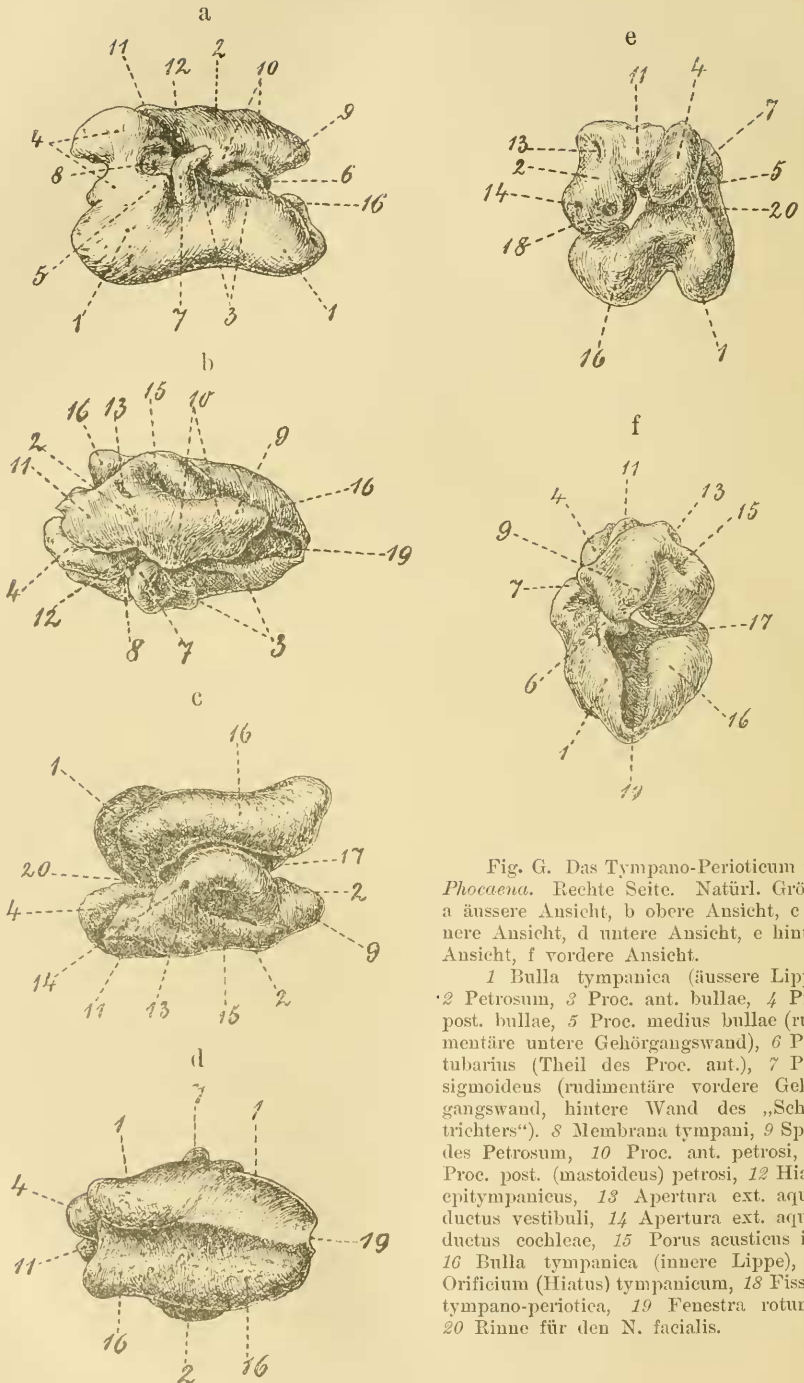


Fig. G. Das Tympano-Perioticium von *Phocaena*. Rechte Seite. Natürl. Grösse. a äussere Ansicht, b obere Ansicht, c innere Ansicht, d untere Ansicht, e hintere Ansicht, f vordere Ansicht.

1 Bulla tympanica (äussere Lippe), 2 Petrosium, 3 Proc. ant. bullae, 4 Proc. post. bullae, 5 Proc. medius bullae (rudimentäre untere Gehörgangswand), 6 Proc. tubarius (Theil des Proc. ant.), 7 Proc. sigmoideus (rudimentäre vordere Gehörgangswand, hintere Wand des „Schalltrichters“). 8 Membrana tympani, 9 Spitze des Petrosium, 10 Proc. ant. petrosi, 11 Proc. post. (mastoideus) petrosi, 12 Hiatus epitympanicus, 13 Apertura ext. aquaeductus vestibuli, 14 Apertura ext. aquaeductus cochleae, 15 Porus acusticus int., 16 Bulla tympanica (innere Lippe), 17 Orificium (Hiatus) tympanicum, 18 Fissura tympano-periotica, 19 Fenestra rotunda, 20 Rinne für den N. facialis.

direct mit einander verwachsen. Nur sind sie hier, mit Ausnahme des einen, des Proc. mastoideus petrosi, nicht so distinct abgegrenzt wie beim Wal, so dass das Bedürfniss für ihre besondere Beschreibung nicht vorlag.

Tympanicum und Perioticum sind nun zu einem länglichen, cubischen Körper zusammengewachsen. Zur systematischen Beschreibung (Fig. G a—f) unterscheiden wir an diesem Körper zweckmässig eine äussere (a), obere (b), innere (c), untere (d), hintere (e) und vordere (f) Fläche, wenn auch diese Eintheilung nicht genau auf den in situ befindlichen Körper anwendbar ist, worüber wir später Näheres erfahren werden. Wir beginnen mit der äussern Fläche und drehen dann den Körper immer um 90° um seine von vorn nach hinten verlaufende Längsaxe, so dass nach einander die äussere, die obere, die innere (diese kopfstehend) und die untere Seite sichtbar wird. Zum Schlusse betrachten wir dann die kleine hintere und vordere Fläche.

Die äussere Fläche (Fig. G a). Die äussere Lippe (1) der muschelförmigen Bulla entsendet nach oben zur Verbindung mit dem Petrosium (2) einen Processus anterior (3) und posterior (4). Zwischen beiden erhebt sich ein nur kurzer Proc. medius (5). Der breite Proc. anterior ist an seiner vordern und hintern Kante merkwürdig gestaltet. Die vordere Kante (6) ist knaufförmig nach innen unter das Perioticum gerollt. Der solide Knauf dient der Tuba Eustachii, wie ich fand, zur Befestigung und ist daher der Proc. tubarius tympanici, wie man ihn z. B. beim Pferd und beim Schaf vorfindet. Von BEAUREGARD wurde er in Unkenntniss seiner Bestimmung apophyse conique antérieure genannt. Die hintere Kante (7) des Proc. anterior ist in Form eines S blasig nach aussen aufgetrieben, und BEAUREGARD nennt ihn Processus sigmoideus. Wir müssen in ihm die vordere Wand eines rudimentären äussern Gehörganges erblicken (cf. später). Der Proc. posterior (4) sieht einem Pilz ähnlich und hat einen Hals und einen Kopf. Der obere Rand des Kopfes ist halbkreisförmig und vermittelt ganz allein die Verbindung des Tympano-Perioticums mit dem übrigen Schädel in der Weise, wie wir sie später schildern werden. Der vordere Rand des Kopfes wächst nach vorn dem Proc. sigmoideus entgegen, ohne ihn jedoch ganz zu erreichen. So entsteht zwischen Proc. anterior und posterior bullae eine kreisartige Lücke, der Porus acusticus externus, in welchem das Trommelfell (8) ausgespannt ist. Diese Lücke wird von unten her durch den niedrigen Proc. medius (5), von BEAUREGARD apophyse

conique postérieure genannt, eingeengt. Er ist das Rudiment der untern Gefäßwand (cf. später).

Die obere Fläche (Fig. G b). Die obere Fläche des Tympano-Perioticums wird im Wesentlichen von dem Petrosum (2) gebildet. Es läuft, wie bei den übrigen Säugethieren, nach vorn in eine Spitze (9) aus. Zur Verbindung mit dem Proc. anterior bullae (3) entsendet es nach aussen einen sehr kurzen Proc. anterior (10), zur Verbindung mit dem Proc. posterior bullae (4) einen etwas längern Proc. posterior (11). Letzterer kann seiner Lage nach nichts anderes sein als der äusserst reducirte Proc. mastoideus petrosi der übrigen Säugethiere (FLOWER, BEAUREGARD). — Zwischen den Proc. anteriores und posteriores der Bulla und des Perioticums bleibt nun eine rundliche Lücke (12) übrig. Sie durchsetzt in Form eines tiefen Hiatus das dicke, von dem Perioticum gebildete Dach der Paukenhöhle. Wegen dieser Tiefe ist sie nicht jenen Dehiscenzen an die Seite zu stellen, welche sich am Dach der Paukenhöhle mancher Säugethiere vorfinden. Sie ist vielmehr eine dem Walohr eigenthümliche Lücke. Sie führt, direct an der Innenfläche des Trommelfells hinabsteigend, zur obern Nebenhöhle der Pauke, dem Cavum epitympanicum (cf. in Fig. A den Raum, in welchem die Zahl 15 steht), und bildet den Verbindungsgang des Raumes mit dem Sinus pneumaticus squamosi, von welchem später die Rede sein wird. BEAUREGARD nannte den Canal den Ductus petro-tympanicus. Diese Bezeichnung aber könnte zur Verwechslung mit der so wichtigen Fissur gleichen Namens (cf. später) Anlass geben, und ich möchte ihn daher ersetzen durch Hiatus epitympanicus. — Die Processus anteriores und posteriores vermitteln nun ganz allein die Verbindung von Perioticum und Tympanicum. Dabei ist die vordere Verbindung nur im Bereich des Proc. tubarius eine solide (cf. Fig. 11 6), im Uebrigen aber mehr eine Berührung als Verbindung. Es bleibt also den breiten und compacten Proc. posteriores (cf. Fig. 11 7) fast allein die Aufgabe der festern Verbindung übrig, und letztere ist auch nur bei ältern Thieren eine wirklich feste, durch Gewalt nicht lösbare.

Die innere Fläche (Fig. G c). Die innere Fläche des Tympano-Perioticums wird oben (in der Figur unten) von der zu einer 6 zusammengerollten innern Fläche des Petrosums (2) gebildet, und zwar erscheint auf der dargestellten rechten Seite die 6 im Spiegelbild. Die Spitze der 6 ist die Spitze (9) des Petrosums. Das Auge der 6 ist der Porus acusticus internus (15), in welchem die üblichen Löcher für den Eintritt des Acustico-facialis bemerkbar sind. Auf der Kante der

6 bemerkt man die schlitzförmige Apertur des Aquaeductus vestibuli (13) und die runde Apertur des Aquaeductus cochleae (14). Hinter der Apertura vestibuli bemerkt man die Innenfläche des Proc. mastoideus (11). — Der untere, in der Figur obere, Theil der Innenfläche wird gebildet von der innern Lippe (16), der Bulla tympanica. Ihr innerer Rand erreicht das Petrosium nicht, er bleibt vielmehr in ganzer Ausdehnung von demselben durch einen breiten Spalt, die Fissura tympano-periotica FLOWER's (17), getrennt. Zwar verwächst bei vielen andern Säugethieren der Rand der Bulla ebenfalls nicht mit dem Petrosium, allein zu einer derartig breiten Spaltbildung kommt es nirgends. Sie entsteht beim Wal offenbar dadurch, dass der innere freie Rand der Bulla sich muschelförmig nach oben umkrümmt, und von einem Defect der Bulla, wie bei den Sirenen, kann hier gar nicht die Rede sein. Dieser Spalt gewährt einem sehr merkwürdigen Gefässkörper den Eintritt in die Bulla, wie wir später sehen werden.

Die untere Fläche (Fig. G d). Sie wird allein von der Bulla gebildet. Die Zusammensetzung der Bulla aus einer äussern (1) und innern (16) Lippe findet sich hier durch eine Längsrinne angedeutet, welche vorn flach ist, hinten aber die Bulla tief einkerbt. Die Fläche der innern Lippe ist durchaus rauh, die Fläche der äussern Lippe aber spiegelglatt, ausgenommen den hintern processusartigen Theil, welcher ebenfalls rauh ist. So weit die Rauhigkeit reicht, ist die Bulla sehr dick und von dickem Periost überzogen, im Bereich der Glätte aber ist die Bulla papierdünn und von einem äusserst zarten Periost bedeckt.

Die hintere Fläche (Fig. G e). Auf ihr bemerkt man die Bulla tief eingekerbt, das Petrosium abgerundet (Promontorium) und mit einem direct nach hinten sehenden Loch, der Fenestra rotunda (18), versehen. Die Verbindung von Petrosium und Tympanicum durch die hintern Fortsätze ist sehr deutlich. Zwischen dem Petrosium und Tympanicum blickt man von hinten nach vorn durch die ganze Fissura tympano-periotica (17) hindurch. Aus ihrer hintern Oeffnung tritt der N. facialis hervor, welcher sich nach aussen um den Hals des Proc. posterior tympanici (4) herumschlägt und dort eine Rinne (20) erzeugt. Die hintere Apertur der Fissur ist also dem Foramen stylostastoideum der andern Säugethiere als gleichwertig zu betrachten.

Die vordere Fläche (Fig. G f). Sie zeigt uns oben die kurze Spitze des Petrosiums, unten die längere Spitze der Bulla tympanica. Die letztere ist durch einen tiefen Spalt (19) in die äussere (1) und

innere (16) Lippe gespalten. Dieser Spalt ist das Orificium tympanicum tubae Eustachii, welches hier nicht zu einem Loche geschlossen ist, wie bei den andern Säugethieren. Der Tubenspalt setzt sich nach hinten ununterbrochen in die Fissura tympano-oticica (18) fort. An der äussern Lippe dieses Hiatus tympanicus tubae bemerkt man sehr deutlich den knaufartigen Proc. tubarius bullae (6).

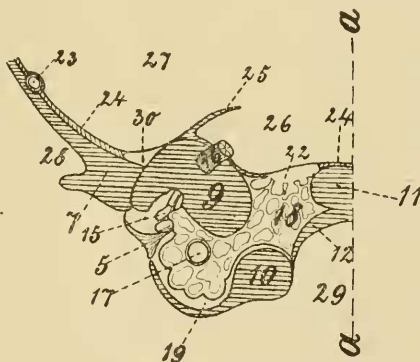
Haben die Wale einen äussern knöchernen Gehörgang? Diese Frage ist von CUVIER an bis auf unsere Zeit stets verneint worden, aber mit Unrecht. Entwicklungsgeschichtlich betrachtet, ist der äussere Gehörgang derjenige Theil des Tympanicums, welcher sich von der Uranlage dieses Knochens, vom Annulus tympanicus, aus nach aussen entwickelt, während die Bulla derjenige Theil ist, welcher sich nach innen zu entwickelt. Nun giebt es eine ganze Reihe von Säugethieren, bei denen die Entwicklung nach aussen ausbleibt, die also des äussern Gehörganges entbehren. Hierhin gehören die Feliden, die Lemuriden, die Platyrrhinen u. a. Sie haben an Stelle des Gehörganges nichts weiter als ein einfaches Loch in der äussern Wand der Bulla. Schon die Caniden aber, welche z. B. HYRTL auch zu den Gehörgangslosen rechnet, haben einen, wenn auch kurzen, äussern Gehörgang, d. h. sie haben einen röhrenartigen Vorbau vor der genannten Oeffnung in der äussern Wand der Bulla, wenn er auch nur kurz ist.

Einen kurzen Vorbau haben nun auch die Wale, nur ist er nicht röhrenförmig gestaltet. Wie schon bemerkt (cf. Fig. G a) wird der Porus acusticus externus vorn vom Proc. sigmoideus begrenzt, unten vom Proc. medius, hinten vom Proc. tympanicus posterior. In Fig. G b bemerkt man auch, dass der Proc. sigmoideus und medius nicht unbeträchtlich die äussere Bullafläche überragen. In Fig. 12a, Taf. 13, wo man von der Paukenhöhle aus durch den Porus acusticus externus ins Freie sieht, bemerkt man deutlich, wie bedeutend, und zwar $2\frac{1}{2}$ —3 mm weit, der Proc. sigmoideus (1) und medius (2) die punktirte Linie, welche den Annulus tympanicus angiebt, nach aussen überragt. Wir haben also den Proc. sigmoideus und Proc. medius als vordere resp. untere Gehörgangswand aufzufassen. Beide aber sind eigenartig modificirt: der Proc. sigmoideus ist mit seinem Rande nach dem Gehörgang zu umgekrepelt, im Uebrigen aber nach vorn concav, wodurch die charakteristische Form dieses Processus entsteht; der Proc. medius aber ist von der Bulla aus ausgehöhlt (2'). — Doch auch das Rudiment einer hintern obern Gehörgangswand ist vorhanden. Die vordere Spitze des Proc. tympanicus posterior ist

nämlich durch eine Naht vom übrigen Processus abgesetzt (cf. Fig. G a 1), und diese Naht lässt sich bis zum Annulus tympanicus nach innen zu verfolgen. Es grenzt sich also dieses Stückchen in derselben Weise von der Bulla ab, wie es der Meatus externus vieler Säugethiere thut, und es muss deshalb als Gehörgangswand betrachtet werden. Nur ist dieses Rudiment so kurz, dass es die äussere Oberfläche der Bulla, wie der Proc. sigmoideus und medius es thun, nicht überragt. Man bemerkt diese Spitze (3.) ebenfalls in Fig. 12a, Taf. 13. — Es bleibt uns nur noch die Betrachtung der hintern Umrandung des Porus acusticus externus übrig, soweit er vom Hals des Proc. posttympanicus gebildet wird, und ganz allein dieser Theil entbehrt thatsächlich eines Meatus osseus vollkommen (cf. Fig. 12a, die Strecke zwischen 2 u. 3.)

So haben wir also gesehen, dass das Tympanicum und Perioticum des Zahnwales dieselben Bestandtheile hat wie die gleichen Knochen anderer Säugethiere. Charakteristisch aber für den Wal ist ihre mangelhafte Zusammenfügung, wodurch Lücken entstehen, die sonst nicht vorhanden sind: die Fissura tympano-periomatica, der Hiatus tubarius und der Hiatus eptympanicus.

Fig. H. Frontalschnitt durch die Ohrgegend eines *Phocaena*-Embryos von 68 cm. Natürliche Grösse. Die Anordnung der Nummern ist dieselbe wie in Fig. A. Es ist also: 5 Trommelfell, 7 Squamosum incl. Parietale, 9 Perioticum, 10 Tympanicum, 11 Basioccipitale, 12 Proc. basioccipitalis, 15 Kette der Gehörknöchelchen, 16 N. acustico-facialis, 17 Carotis int. (hier noch nicht oblitterirt), 18 Plexus venosus caroticus, 19 Cavum tympanicum, 22 Sinus (venosus) petrosus int., 23 Art. meningea spinalis, 24 Dura mater, 25 Tentorium cerebelli, 26 hintere Schädelgrube, 27 mittlere Schädelgrube, 28 Fossa temporalis, 29 Rachenrinne. In dieser Figur tritt hinzu: 30 Sinus (venosus) petrosus ext. — aa sagittale Medianebene des Schädels.



Die Beziehungen des Tympano-Perioticum zum übrigen Schädel. Betrachten wir den Schädel des 68 cm langen Embryos (Fig. H), so finden wir das Tympano-Perioticum in derselben Lage wie bei den übrigen Säugethieren, d. h. das Perioticum (9) liegt in der Lücke zwischen Occipital- und Parietalsegment des Schädels, ja es springt nicht unerheblich in das Schädelinnere (26, 27) vor. Es bildet also auch beim Wal ursprünglich einen Theil der eigentlichen Schädelkapsel, was bisher unbekannt

war. Mit fortschreitendem Wachsthum aber zieht das Perioticum sich nach unten allmählich aus der Schädelkapsel zurück und steht bei dem mittelgrossen Thier in Fig. A bereits $1\frac{1}{2}$ cm unter der Schädelbasis. Es hat die Dura (24), welche am Rande des Meatus auditorius internus fest mit ihm verwachsen ist, tief eingezogen und dem entsprechend die hintere Schädelgrube (Fig. A 26) zu einem tiefen, nach vorn gerichteten Trichter ausgezogen, in dessen Spitze man den Meatus auditorius internus bemerkt, zu welchem der entsprechend verlängerte Acustico-facialis (15) hinzieht. Das Perioticum ist allseits vom Schädel abgerückt, meist sogar recht weit. Nur das Tympanicum steht noch in directer Beziehung zum Schädelgehäuse, und auch das nur in bescheidenem Umfang, wie wir gleich sehen werden.

Fragen wir nach der Ursache dieser merkwürdigen Dislocirung des Perioticums bei den Zahnwalen, so finden wir sie in folgendem Umstand: der Proc. posterior des Tympanicums heftet diesen Knochen an die ventro-orale Kante des Proc. paroccipitalis (Fig. F 11') des Occipitale und an die Radix proc. zygomatici des Squamosum (Fig. F 12'). Hier findet sich eine halbkugelförmige Grube ausgespart (Fig. F 18), entsprechend der ähnlichen Gestaltung des Kopfes des Proc. posterior tympanici. Festgehalten wird dieser Processus in der Grube durch eine sehr feste Bindegewebsmembran, wie wir später sehen werden. Beim Embryo von 68 cm liegt nun die Sache so, dass der Proc. paroccipitalis und der Proc. zygomaticus noch sehr niedrig, ja kaum angedeutet sind. Wenn nun aber diese Processus in späterer Zeit nach abwärts wachsen, so rückt auch die halbkugelförmige Verbindungsstelle derselben mit dem Tympanicum nach unten. Dadurch wird auch das Perioticum aus seiner Schädellücke nach unten gezogen.

Man kann nun hiergegen einwenden, dass bei andern Säugethieren, bei denen die Verhältnisse in Bezug auf die Befestigung des Tympano-Perioticums an den übrigen Schädel genau so liegen wie beim Wal, doch keine Dislocirung dieses Knochens nach unten eintritt. Als derartige Thiere lernten wir bereits das Pferd und den Tapir kennen. Allein hier erfolgt das Wachsthum des in Frage kommenden Proc. paroccipitalis und Proc. zygomaticus ganz anders. Diejenige Stelle dieser Processus nämlich, mit welcher das Tympano-Perioticum in Berührung tritt, wächst nicht nach der Geburt, sondern es wachsen nur die seitlich von dieser Berührungsstelle gelegenen Theile der Processus nach unten. Sie wachsen lang aus, klemmen beim Pferd den Proc. mastoideus zwischen

sich oder umwachsen ihn beim Tapir vollkommen. (Bei diesen Thieren ist der Proc. mastoideus petrosi nicht, wie beim Wal, rudimentär und besorgt die Verbindung mit dem übrigen Schädel.) So bleibt denn der Proc. mastoideus in seiner ursprünglichen Lage an der Basis des Proc. paroccipitalis und Proc. zygomaticus (sog. Proc. „posttypanicus“ bei Pferd und Tapir) liegen, und hiermit bleibt also das Perioticum in seiner alten Lücke in der Schädelkapsel.

Ausser dieser Dislocation nach unten erfährt das Tympano-Perioticum noch verschiedene unwesentliche Drehungen: beim Embryo von 68 cm ist die Spitze der Bulla direct nach vorn gerichtet, später aber, wie bei allen Säugethieren, nach innen, und zwar beim Thier von 90 cm (Taf. 12, Fig. 3) schon etwas nach innen, beim Thier von 105 cm (Taf. 12, Fig. 4) schon stärker nach innen und beim Thier von 125 cm (Taf. 12, Fig. 5) stark nach innen. Das hängt mit dem Umstand zusammen, dass mit zunehmendem Wachsthum eine nicht unerhebliche Verbreiterung der Schädelbasis eintritt (Taf. 12, Fig. 5). Hierbei rückt die Verbindungsstelle zwischen Tympanicum und übrigen Schädel nicht nur nach aussen, sondern auch etwas nach vorn, und die Folge ist die Drehung des hintern Endes des Tympano-Perioticums nach hinten aussen, des vordern Endes nach vorn innen. Endlich tritt eine leichte Drehung des Tympano-Perioticums um seine sagittale Axe derart ein, dass das Trommelfell in der Jugend mehr nach unten sieht als später (cf. Fig. A u. H, ferner Taf. 12, Fig. 4 u. 5). Das mag mit leichten Veränderungen an der Verbindungsstelle von Perioticum und Schädel zusammenhängen, welche sich unserer Beurtheilung entziehen.

2. Die Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis.

Uebersicht. Wie die Knochen, so sind auch die Weichtheile an der Schädelbasis in erheblicher Weise verändert. Sie sind beim „Rachen“ genau beschrieben, so weit sie mit diesem in Beziehung stehen. Es bleiben uns hier die Theile übrig, welche mit dem Ohr in Beziehung treten, das Bindegewebe an der Schädelbasis, der Fettkörper des Unterkiefers und die M. pterygoidei.

Entfernt man (cf. „Rachen“, tab. 1, fig. 1) die Haut des Halses mit ihrer mächtigen Fettschicht und das Platysma myoides, so kommt man auf den M. mylo-hyoideus. Durchtrennt man ihn median und schlägt ihn nach Ablösung vom Zungenbein nach aussen über den Unterkiefer zurück, entfernt die Zunge mit dem Zungenbeinapparat

und die Pars inferior des Rachenschlauchs mit dem Kehlkopf, so steht man vor der Ansicht, wie sie sich auf Fig. 3, Taf. 12, präsentirt. Die knöcherner Rachenrinne ist ausgefüllt von der Pars superior des Rachenschlauchs (1), welche durch die „falschen“ Choanen zur Nase emporsteigt. Die ganze seitliche Partie der Schädelbasis ist bedeckt vom *M. pterygoideus internus* (2), durch welchen hinten die *Bulla tympanica* (17) hindurchschimmert. *Pterygoideus internus* und Rachenschlauch sind getrennt durch das *Lgt. pterygoideum* (5''). Trennt man den Ansatz des *M. pterygoideus internus* von diesem Ligament ab und zieht den Muskel zur Seite, so bemerkt man, dass das Ligament die ventrale Kante einer Bindegewebsmasse bildet, welche hinten (5) als glatte Membran die *Bulla* bekleidet und vorn (5') mit grossen Löchern durchsetzt ist. Die Löcher gewähren der *Vena pterygoidea* (16) den Eintritt in dieses das *Corpus fibro-cavernosum pterygoideum* vorstellende Gewebe. Seitlich vom Pterygoid bemerkt man den *M. mylo-hyoideus* (3) über den Unterkiefer zurückgeschlagen.

Legt man nun nach Entfernung des Rachenschlauchs 1 cm dorsalwärts von Fig. 3 einen Horizontalschnitt durch die Weichtheile an der Schädelbasis und durch den Unterkiefer (24) und das Pterygoid (18), so erhält man ein überraschendes Bild (Fig. 4): Seitlich vom Pterygoid (18) ist die *Tuba Eustachii* (7) in ihrem distalen Ende eröffnet, sie führt in das *Vestibulum pneumaticum* (8) und dieses in die *Bulla* (17), in welcher ein merkwürdiger Körper (17'') zum Vorschein kommt, das *Corpus cavernosum tympanicum*. Seitlich von der *Tuba* bemerkt man das *Corpus fibro-cavernosum pterygoideum* (5'), seitlich hiervon den mächtigen Fettkörper des Unterkiefers (6) und schliesslich den letztern selbst (24).

Legt man nun einen weitem Horizontalschnitt 1 cm tiefer an (Fig. 5), räumt den Unterkiefer mit seinem Fettkörper und die *M. pterygoidei* weg, entfernt das Pterygoid (18 Fig. 4) und die Gaumenplatte des palatinalen Antheils des Pterygoids (18'), so hat man die vordern pneumatischen Hohlräume (9, 10 u. 11) an der Schädelbasis frei gelegt, welche mit dem *Vestibulum pneumaticum* (8) unter dem *Corpus venosum pterygoideum* (5') hindurch in Verbindung stehen. In der Figur befinden sich Sonden vom Raum 8 aus in den Raum 10 und 11 eingeführt. — Das genügt zu unserer Orientirung. Betrachten wir nun unser Gebiet genauer.

Das Bindegewebe an der Schädelbasis.

Die Schädelbasis des Zahnwales erfreut sich eines Stützgewebes, wie es weder an Ausdehnung noch an Festigkeit noch an Eigenartigkeit seiner Anordnung bei einem Landsäugethier vorkommt. Alles das weist darauf hin, dass dieses Bindegewebe hier eine Rolle von ganz besonderer Bedeutung spielt.

Man kann an dem Bindegewebe zweckmässig die hintere, mehr flächen- oder plattenartige, undurchbohrte Partie von der vordern, mehr körperlichen, von zahlreichen Venen durchbohrten Partie unterscheiden. Die hintere Partie bedeckt die Bulla tympanica, und die vordere liegt vor der Bulla.

Die Bindegewebsplatte der Bulla (5 in Fig. 3, 4 u. 5, Taf. 12). Der für das Tympano-Perioticum bestimmte hintere Theil der grossen Mulde an der Schädelbasis wird ventralwärts von einer Bindegewebsmembran abgeschlossen, welche die ganze ventrale Fläche des Tympanicums bedeckt und sich seitlich an die überknorpelte ventrale Kante des Proc. basioccipitalis, des Proc. paroccipitalis und des Proc. zygom. squamosi festsetzt. Diese Bindegewebsplatte überbrückt die Incisura basi-paroccipitalis und wird aussen vom Meatus auditorius membranaceus (Fig. A) und hinten aussen vom N. facialis durchbrochen. Sie ist mit dem Knorpel der Knochenkämme und mit dem Tympanicum derartig verbunden, dass man keinen anderweitigen bindegewebigen Ueberzug dieser Theile nachweisen kann. Die Bindegewebsplatte ist deshalb das Perichondrium resp. das Periost der betr. Theile.

Man kann nun zwei Abtheilungen an dieser Bindegewebsplatte unterscheiden. Die hintere innere Partie ist eine äusserst zähe, unter dem Messer knirschende Schwarte. Ihre Dicke ist bedeutend und erreicht in der Kerbe zwischen den beiden Lippen der ventralen Bullafläche die Stärke von $\frac{1}{2}$ cm. Sie ist äusserst fest mit der Bulla tympanica verwachsen, und in dem Bereich dieser Verwachsung ist die Bullaoberfläche rau (Fig. G d), die Bulla selbst aber äusserst compact, bis $\frac{1}{2}$ cm stark (Fig. A 10). Von dieser Rauigkeit und Stärke ist die ganze mediale Hälfte der Bulla und dazu noch der hintere, eine Art Processus bildende Theil der lateralen Hälfte (Fig. G d) und der Proc. posterior tympanici betroffen. Es ist nun ganz klar, dass die Verdickung der Bulla und diejenige ihres Periosts in einem gewissen wechselseitigen Zustand der Hyperplasie sich befindet. Auch der Zweck dieser zwei-

fachen Verdickung ist klar. Sie gewährt einerseits der sonst nur dünnen Bulla die nothwendige innere Festigkeit. Andererseits befestigt sie die Bulla äusserst sicher an die Schädelbasis, so sicher, dass es Mühe macht, sie aus ihrer Verbindung zu lösen, obwohl sie derart federt, dass man ihre Spitze gegen die Schädelbasis herabdrücken kann.

Gerade entgegengesetzt ist das Verhalten der äussern vordern Partie der Bindegewebsplatte. Sie ist äusserst zart und lässt sich durch den leisesten Zug von der Bulla tympanica lösen. Dem entsprechend ist auch die ihr anliegende Partie der Bulla von glatter, spiegelnder Oberfläche (Fig. G d), die Bulla aber selbst ist hier papierdünn (Fig. A 10) und bei ihrer glasartigen Sprödigkeit äusserst zerbrechlich.

Der cavernöse Bindegewebskörper (5, in Fig. 3, 4 u. 5 auf Taf. 12). Von der nach hinten sehenden Spitze der Ala palatina (19,) und von dem der Ala entgegen strebenden, dorsalwärts umgebogenen Theil der Gaumenplatte (8,) des Pterygoids entspringt breit, in verticaler Linie, ein fibröses Netzgewebe. Es strebt nach hinten zu der Bindegewebsplatte der Bulla entgegen und geht in sie über. Medianwärts bedeckt es die Tube (7 in Fig. 4, Taf. 12) und das Vestibulum pneumaticum (8) und läuft ventral in eine ligamentartige Kante, das Lgt. pterygoideum (5" in Fig. 3, Taf. 12), aus. Dieses Ligament bildet die Fortsetzung des den Proc. basioccipitalis bedeckenden, dicken, schon beschriebenen Perichondriums nach vorn. Es bedeckt den Kamm des Pterygoids, überbrückt die Incisura tubaria desselben und befestigt sich breit an der Spitze der palatinalen Platte des Pterygoids (18.). Lateralwärts befestigt sich das cavernöse Bindegewebe unter starker Verbreiterung seiner Masse an die ganze vordere Kante des Proc. falciformis (23.), ferner an die ihm nahe liegende, in der Figur unsichtbare Spitze des Felsenbeins und an die Basis des Proc. tubarius tympanici, wo es in das Periost des Perioticums und Tympanicums übergeht. Ein Theil aber der in diese Gegend ausstrahlenden Bindegewebsmasse befestigt sich nicht an dieser breiten Ansatzlinie, sondern verläuft weiter nach hinten aussen und umgreift, die Richtung mehr ventralwärts nehmend, die Bulla von aussen, um schliesslich nach hinten zu in das verdickte Periost der Wurzel des Proc. zygomaticus überzugehen. In Fig. 4, Taf. 12, sieht man diesen Zipfel an der Aussenseite der Bulla die Schnittfläche erreichen und in das Periost (5) der Bulla resp. des Proc. zygomaticus übergehen.

Dieser Bindegewebskörper ist nun von vielen grossen und kleinen, unter einander communicirenden venösen Hohlräumen durchsetzt,

welche im Horizontalschnitt als von vorn nach hinten gerichtete Ovale erscheinen. Man kann den Bindegewebskörper cavernös nennen, ohne indess mit diesem Begriff den Begriff der Schwellbarkeit zu verbinden. Denn schwellbar ist er keineswegs. Dazu ist das die Venen umgebende Bindegewebe viel zu stark, weil es aus sehr dicken Fibrillen besteht, die sich zu Bindegewebsstricken vereinigen und sich vielfach netzartig durchflechten, wie die mikroskopische Untersuchung zeigt. Das Bindegewebe ist überhaupt an diesem Körper Hauptsache, die Venen Nebensache, denn das Bindegewebsnetz dient einem sehr wichtigen Zweck. Es befindet sich nämlich im äussersten Zustand der Spannung und erhält dadurch das distale Tubenende und das Vestibulum pneumaticum, welche mit ihm verwachsen sind und lateral der eigenen Wandspannung entbehren, im Zustand der Entfaltung. Dieser Zustand ist aber sehr nothwendig, wie wir später sehen werden. Ferner gewährt der Körper den *M. pterygoidei* eine fixe Ansatzfläche, die ihnen in ihrem hintern Theil von Seiten des Pterygoids nicht zu Theil wird, und setzt sie in den Stand, den Unterkiefer zu bewegen. Endlich vereinigt der Körper das Nützliche mit dem Nothwendigen, dass er eine grosse Menge Venenblut unterbringt, deren die *Natantia* zum längern Tauchen benöthigen (cf. später). Vom Standpunkt der Construction aus bildet der vielfach durchbrochene Bindegewebskörper eine Ueberbrückung des Raumes zwischen *Ala palatina* und *Proc. falciformis*, die an Festigkeit, Leichtigkeit und Eleganz ihres Gleichen sucht.

Hiermit ist das Bindegewebe an der Schädelbasis noch nicht erschöpft, denn der cavernöse Bindegewebskörper entsendet um die mediale Wand der Tube herum durch die Knochenlücken im Schädel Fortsätze zur *Dura mater* der Basis, welche ebenfalls einen cavernösen Bau, doch ohne so festes Bindegewebe, besitzt. Andreerseits entsendet das Bindegewebe, welches den *Proc. zygom. squamosi* bedeckt, zum *Proc. postorbitalis frontalis* (22 in Fig. 5, Taf. 12) einen Fortsatz hinüber, welcher sich am hintern und vordern Orbitalrand zu einer Art Orbita verdickt und die nur mangelhaft knöchern präformirte Orbita zu einer geschlossenen Orbita gestaltet.

Es bleibt uns noch die Homologisirung des cavernösen Bindegewebes übrig. Beim Menschen findet sich ein sehr stark entwickelter *Plexus venosus pterygoideus*. Er entspricht dem arteriellen Gebiet der *Maxillaris interna*. Er liegt an der Schädelbasis zwischen aufsteigendem Kieferast und Tube. ZUCKERKANDL unterscheidet an

ihm einen Plexus externus um das Kiefergelenk herum, einen Plexus interpterygoideus zwischen den Pterygoidei und einen Plexus internus zwischen Pterygoideus internus und Tubenwand. Er steht nach oben mit den venösen Sinus in der vordern Schädelgrube in Verbindung und entleert sein Blut nach aussen in die Venae temporales profundae und in die Vena facialis postica. Er wird durchsetzt vom 3. Ast des Trigemini. — Die Homologie zwischen diesem Plexus des Menschen und dem Plexus im Bindegewebskörper des Wales ist nun bis in die Einzelheiten eine vollkommene, sowohl in Bezug auf seine Lage und Ausdehnung als auch in Bezug auf die Einschaltung in den später zu beschreibenden venösen Blutlauf als auch endlich auf seine Beziehung zum 3. Ast des Trigemini (s. 14 in Fig. 5, Taf. 12), welcher ihn von aussen durchbohrt, um den Pterygoidei und dem Unterkiefercanal zuzustreben. Bei den Landsäugethieren scheint dieser Plexus noch nicht beschrieben zu sein, doch ist nicht daran zu zweifeln, dass er auch hier vorhanden ist. Wir haben es also hier mit dem Plexus venosus pterygoideus zu thun, der sich aber von demjenigen des Menschen und wahrscheinlich auch der Landsäugethiere dadurch unterscheidet, dass sein sonst spärliches Zwischengewebe eine enorme Stärke angenommen hat. Mit Rücksicht auf seine Ausdehnung und die Stärke seines Bindegewebes kann man ihn das Corpus fibrocavernosum pterygoideum nennen.

Trotz dieser hohen Bedeutung des Bindegewebes an der Schädelbasis der Zahnwale finden wir in der Literatur nur spärliche Angaben darüber, und diese beschränken sich im Wesentlichen auf die Notiz, dass in der Gegend des Pterygoids ein grosses Venennetz vorhanden sei. MURÆ bildet es auch im injicirten Zustand ab, doch nur in der Absicht, die Gefässdurchflechtung in ihm darzustellen, und einen weitem Zweck erfüllt das Bild auch nicht.

Der „Fettkörper“ des Unterkiefers.

An der Innenfläche des Unterkiefers der Zahnwale befindet sich ein Fettkörper (16 Fig. 4 Taf. 12) von nicht unbedeutender Grösse. Das ist sehr auffallend, denn im Innern des Zahnwalkörpers befinden sich, im Gegensatz zu den übrigen Säugethieren, sonst keine Fettdepots. Trotzdem wissen wir auch von diesem Fettkörper nur, dass er existirt, was er aber ist und wozu er dient, das ist bis heute unbekannt.

Der Unterkiefer der Zahnwale (Fig. J) besteht aus zwei Hälften, die nur vermittelt einer bindegewebigen Symphyse (3) mit einander verbunden sind. Er weicht in seinem Bau sehr von dem der Landsäugethiere ab. Zunächst fehlt ihm gänzlich der aufsteigende Ast, er besteht also ganz allein aus einem Körper oder einem horizontalen Ast. Der verticale Ast fiel offenbar dem Princip der spindelförmigen, fischartigen Umgestaltung des Walkörpers zum Opfer. Jede Unterkieferhälfte kann man sich aus 2 geraden, flachriinnigen Spangen zusammengesetzt denken, einer äussern (1) und einer innern (2), welche mit ihren concaven Flächen einander zugekehrt und mit ihrer dorsalen und ventralen Kante an einander gewachsen sind. Der transversale Durchmesser einer solchen Unterkieferhälfte ist nicht gross (Fig. K), der verticale beträgt vorn $1\frac{1}{2}$ cm und vergrössert sich nach hinten bis auf 5—6 cm. In Ermangelung eines aufsteigenden Astes sitzt der Proc. glenoidalis (4) dem horizontalen Ast direct auf, und zwar dessen hinterer, geradlinigen Kante, und sieht direct nach hinten, entsprechend der nach vorn sehenden Fossa glenoidalis.

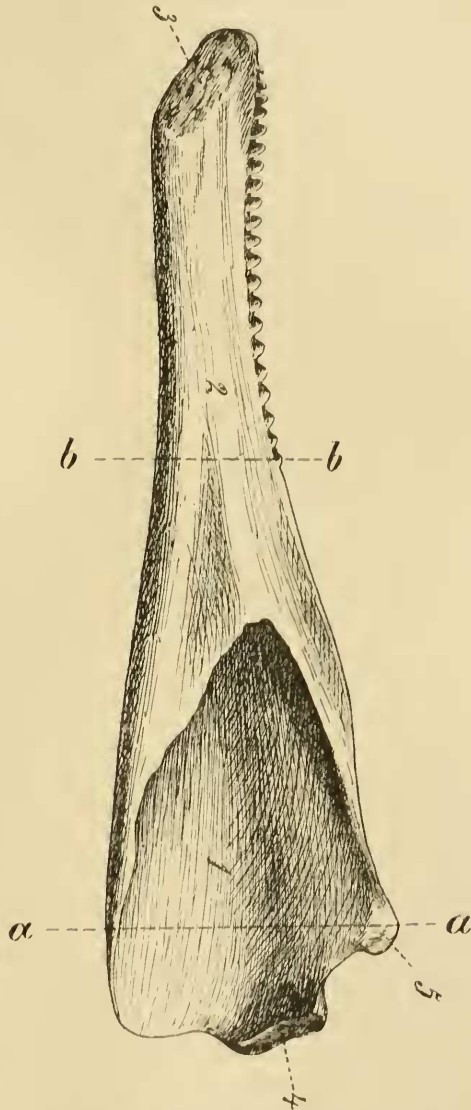


Fig. J. Rechter Unterkiefer von *Phocaena*, mittelgrosses Exemplar, von innen gesehen. 3 : 4. 1 äussere Knochenspange, 2 innere Knochenspange, 3 Symphyse, 4 Proc. glenoidalis, 5 Proc. coronoidens, 6 Hiatus mandibularis.

Das ist die zweite Merkwürdigkeit der Zahnwalmandibel, denn sonst ist der Proc. glenoidalis nach oben gerichtet. Der kurze Proc. coronoideus (5) sieht indess, wie immer, nach oben. Die dritte und uns am meisten interessirende Eigenthümlichkeit ist es nun, dass die hintere Hälfte der medialen Spange des Unterkiefers vollkommen fehlt. Die mediale Spange endigt mit einem nach hinten sehenden, spitzbogenartigen Rand. Der Rand bildet mit der lateralen Spange den hiatusartigen Eingang in den weiten Unterkiefercanal, und dieser Hiatus mandibularis (6) entspricht also dem Foramen mandibulare der übrigen Säugethiere. Die grosse Knochenmulde nun

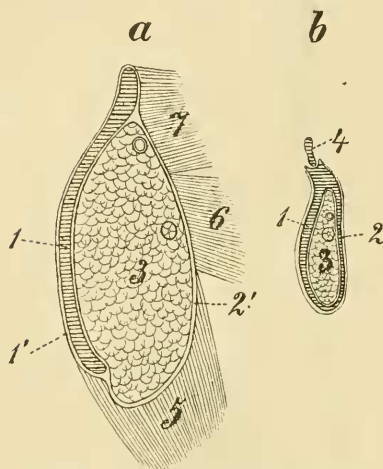


Fig. K. Querschnitt durch denselben Unterkiefer: a in der hintern, b in der vordern Hälfte. 1 äussere Knochenspange, 1' Periost derselben, 2 innere Knochenspange (in a fehlend), 2' Periost derselben, 3 Knochenmark, 4 lateralster Zahn, 5 M. mylo-hyoideus, 6 M. pterygoideus int., 7 M. pterygoideus ext.

Mandibulargefässe und Nerven (Fig. K a u. b) ziehen auch durch den Fettkörper zum Canalis mandibularis. Dieser Markkörper des Unterkiefers unterscheidet sich nun durch drei Momente vom gewöhnlichen Knochenmark. Zunächst ist er durchsetzt von einem starken, grobfasrigen Bindegewebsnetz mit weiten Maschen. Dieses Netz stellt eine starke Verbindung her zwischen dem von Knochen freien Periost (Fig. K a 2') und der ihm gegenüber liegenden äussern Spange des Unterkiefers (1). Dadurch erhalten die M. pterygoidei (6 u. 7) und der M. mylo-hyoideus (5), welche sich zum grossen Theil an das vom

an der Innenseite der hintern Hälfte des Unterkiefers, welche durch das Fehlen der hintern Hälfte der innern Kieferspange entsteht, ist ausgefüllt von einem Fettkörper (Fig. K a 3). Dieser Fettkörper ist das Knochenmark der hintern Hälfte des Unterkiefers, denn einerseits ist der Körper an seiner medialen Seite von einer Bindegewebsmembran (2) bedeckt, die als Periost der fehlenden Hälfte der innern Kieferspange aufzufassen ist, weil sie überall in das wirkliche Periost des Unterkiefers (1') übergeht; andererseits aber geht der Fettkörper durch den Hiatus unmittelbar in das Knochenmark der vordern Hälfte (Fig. K b 3) der Mandibel über, und die

Knochen unbedeckte Periost (2') ansetzen, erst diejenige feste Angriffsfläche am knöchernen Unterkiefer, welche zu seiner Bewegung nöthig ist. Ferner ist das in den Maschen des Netzwerks liegende Knochenmark nicht von der gewöhnlichen Consistenz des Knochenmarks, wie sie auch das Mark der vordern Kieferhälfte besitzt, sondern es ist halbflüssig, ölarartig. Endlich hat das Knochenmark eine entschiedene Neigung zur Hyperplasie, denn es bildet nicht nur einen hühner- bis gänseeigrossen Körper, sondern der Körper sendet auch, wohin es ihm immer der Raum gestattet, natürlich vom Periost (2') überzogene, Fortsätze aus: Er drängt sich nach unten in den Ansatz des Mylo-hyoideus (5) hinein. Er wächst nach vorn über die Kante des Hiatus eine Strecke weit hinweg, die *M. pterygoidei* vom Unterkiefer abhebend. Er sendet endlich auch einen Fortsatz nach hinten zur Bulla. Dieser Fortsatz (Fig. A 13) tritt also in unmittelbare Beziehung zum Ohr und interessirt uns deshalb besonders. Er ruht in der muldenförmigen Vertiefung der ventro-lateralen Fläche der Bulla, welche dadurch entsteht, dass hier, im Gegensatz zur Nachbarschaft, das Periost der Bulla sehr dünn ist. Dieser Markzipfel ist wie der übrige Markkörper von zwei Häuten eingeschlossen, von einer innern dünnen Haut, der eigentlichen allgemeinen Umhüllungsmembran des Knochenmarks (cf. Fig. K a), und in Ermangelung des Knochens vom vorgeschobenen Periost des Unterkiefers. Die ventrale Periostfläche des Markzipfels ist nun dick und ihre Kanten verwachsen mit den Kanten des verdickten Periosts der Bulla (Fig. A 14), so dass die Bulla bei der Präparation zunächst von einer gleichmässigen fibrösen Bindegewebsschicht bedeckt erscheint. Die dorsale Fläche des Periosts aber ist äusserst dünn und verwächst in ganzer Ausdehnung mit dem hier ebenso dünnen Periost der Bulla derartig, dass eine Trennung dieser feinen Häute kaum noch möglich ist. — Die Bedeutung aber der ölarartigen Umwandung des Knochenmarks und die Bedeutung der Hyperplasie desselben werden wir später kennen lernen.

Die *M. pterygoidei*.

Der *M. pterygoideus internus* (2 in Fig. 3 u. 4, Taf. 12) deckt ventralwärts das ganze Gebiet der seitlichen Schädelbasis, welches wir hier betrachten, zu. Seine Ausdehnung ist also eine ungewöhnlich grosse. Er entspringt in seinen ventralen Schichten (Fig. 3) von der Seitenkante des hintersten Theiles des Maxillare, welches in der Figur nicht mehr sichtbar ist, von der Seitenkante des Palatinums (19), vom palatinen Theil des Pterygoids (18'), weiter vom Lgt. pterygoideum

(5_n) und dem Perichondrium des Proc. basioccipitalis. Diese innere Ansatzlinie ist 11—12 cm lang. Von ihr aus streben die Fasern fast parallel schräg nach hinten und aussen und befestigen sich nach kurzem Verlauf vorn noch an der innern Spange des Unterkiefers, in der Mitte an dem Periost des Markkörpers des Unterkiefers und hinten am bindegewebigen Ueberzug der Bulla. Der Muskel ist also, abweichend von den andern Säugethieren, ein äusserst langer, halb gefiederter Muskel. Sein hinterster Antheil, soweit er die Bulla bedeckt, ist nur sehr dünn, der vor diesem gelegene grössere Antheil aber ist sehr dick und bildet die Hauptmasse des Muskels und füllt zusammen mit dem dorsal von ihm gelegenen Pterygoideus externus die grosse dreieckige Grube an der Schädelbasis aus, welche zwischen Palatinum und Pterygoid, vordern Ende der Bulla und Unterkiefer gelegen ist. Diesen tiefern Theil des Muskels bemerken wir im Horizontalschnitt der Fig. 4. Er entspringt von der Ala palatina (19), von dem verticalen Theil der palatinalen Platte (18), des Pterygoids, von der lateralen, schräg nach aussen abfallenden Oberfläche des cavernösen Bindegewebskörpers (5). Er setzt sich lateral an das Periost des Markkörpers der Mandibel fest, mit seinem vordersten Theil aber, wie die oberflächliche Schicht, noch an die Innenfläche der Mandibel selbst.

Der *M. pterygoideus externus* liegt, wie gesagt, dorsalwärts von dieser Hauptpartie des Internus und hat denselben, nur mehr dorsalwärts gelegenen Ursprung. Seinen Ansatz findet er ebenfalls an dem Periost des Markkörpers, und zwar dorsal vom Internus, ferner aber auch an der schmalen, dorsalen Kante der hintern Hälfte des Unterkiefers (Fig. K a 7), mit Einschluss also des Proc. coronoideus. Sein Faserverlauf ist schräger nach aussen und etwas horizontaler gerichtet als der des Internus, der Unterschied ist aber sehr gering.

Was die Function der Muskeln anbelangt, so müssen wir der hintern dünnen Partie des Internus, welcher die Bulla bedeckt, eine eigentliche Function absprechen, denn diese Fasern verbinden zwei Gebilde mit einander, das Lgt. pterygoideum und die Bindegewebskapsel der Bulla, welche in Anbetracht ihrer eigenen Stärke und der Schwäche der betreffenden Muskelschicht jeden Falls als feste Punkte zu betrachten sind. Der vollendete Zustand der Anpassung an das Wasserleben, in welchem sich die Wale befinden, giebt uns kein Verständniss für diese Muskelpartie, die doch jeden Falls früher einmal eine Function gehabt haben muss. Wir können sie jetzt nur als

aberrante functionslose Partie des Muskels betrachten und müssen ihre Bedeutung unaufgeklärt lassen. Die vordere Partie des Pterygoideus externus dagegen zieht, vermöge der fast gleichen Richtung seiner Muskelfasern, den Unterkiefer bei doppelseitiger Contraction nach vorn oder bringt ihn, was der thatsächlichen Function wohl mehr entspricht, bei alternirender Wirkung der beiderseitigen Muskeln in schleifende Bewegung gegen den Oberkiefer. Dass diese Bewegung bei den Zahnwalen einem andern Zwecke dient als bei den übrigen Säugethieren, ist bereits beim „Rachen“, Cap. Schlingact, genügend erörtert.

Der Vergleich der Pterygoidei der Zahnwale mit denen anderer Säugethiere, soweit diese Muskeln bei solchen untersucht sind (cf. BRONN), zeigt uns Folgendes: Der Pterygoideus externus hat seine alte, von vorn nach hinten gehende Richtung beibehalten, insbesondere gewinnt er auch am Proc. coronoideus des Unterkiefers seinen Ansatz. Der M. pterygoideus internus hingegen hat seine alte Richtung von oben nach unten aufgegeben und hiermit auch seine Function, den Unterkiefer gegen den Oberkiefer zu heben, als Unterstützer des Masseter und Temporalis. Er ist also functionell vollkommen ein Genosse des Externus geworden. Diese Umwandlung seiner verticalen Verlaufsrichtung in die horizontale ist offenbar dem Schwund des aufsteigenden Kieferastes zuzuschreiben, wodurch der ventrale Rand des Unterkiefers gegen die Schädelbasis in die Höhe gerückt und in die gleiche horizontale Ebene mit dem Ursprung des Muskels am Pterygoid etc. gelangt ist. Das ungewöhnliche Uebergreifen des Pterygoideus auf das Periost der Bulla ist bisher nur noch bei *Myrmecobius* beobachtet.

Geschichtliches. RAPP (1837) beschreibt die Pterygoidei der Zahnwale zuerst, den Externus im Allgemeinen richtig, den Internus jedoch sehr unvollständig; doch bemerkte er schon sein Uebergreifen auf die Bulla. STANNIUS (1849) findet bei *Phocaena* den Externus, wie ihn RAPP fand, den Internus lässt er an der Innenseite des hintern Theiles des obern Unterkieferrandes sich befestigen. MURIE (1874) beschreibt die Pterygoidei bei *Globiocephalus* in sehr dürftiger, aber im Ganzen zutreffender Weise. v. KOSTANECKI (1891) sah bei *Phocaena* und *Delphinus delphis* den Internus bereits vom Lgt. pterygoideum entspringen. Den lateralen Ansatz des Internus fand er bei *Phocaena* am untern Rande des Unterkiefers und beim Delphin am Fettkörper; im Uebrigen aber kann man sich keine klare Vorstellung von seiner Schilderung machen. v. KOSTANECKI glaubt nun, dass die Fasern der Pterygoideus internus, welche von dem besagten Ligament

entspringen, eröffnend auf das distale Ende der Ohrtrumpete wirken können. Das ist aber gänzlich ausgeschlossen, denn das scharf gespannte Ligament ist der fixe Ansatzpunkt des Internus. Es ist auch vollkommen überflüssig, denn das distale Ende der Tube klafft schon von selbst (cf. Ohrtrumpete). Endlich ist es auch schwer denkbar, dass beim Kauen eine Eröffnung der Ohrtrumpete stattfinden sollte, da sie doch bei allen übrigen Thieren nur beim Schlingen eintritt (cf. Ohrtrumpete). ZUCKERKANDL (1886) hatte offenbar dieselbe Ansicht von der Wirkung des Internus auf die Tube, nur verkannte er ihn und hielt ihn für den Tensor palati. Der Tensor palati ist allerdings mit seiner hintern Hälfte bei allen übrigen Säugethieren an dieser Stelle, d. h. zwischen Pterygoideus int. und Tube, zu finden, nur nicht beim Wal, wie wir sehen werden.

3. Die Ohrtrumpete.

a) Morphologie.

Vergleichende Anatomie der Ohrtrumpete der Säugethiere. Die Ohrtrumpete ist der Canal, welcher den Nasenrachenraum mit der Paukenhöhle verbindet. Wie diese, entsteht sie aus der ersten Schlundspalte, welche sich in ihrem proximalen Abschnitt zur Tube verengert, während sie im distalen Abschnitt weit bleibt und zur Paukenhöhle wird. Die Tube besteht im Allgemeinen aus einem häutigen, proximalen und aus einem knöchernen, distalen, der vordern Paukenwand angehörigen Abschnitt. Der uns hier hauptsächlich interessirende häutige Theil der Tube der Säugethiere ist stets scheidenförmig, was aus den Zeichnungen von RÜDINGER und ZUCKERKANDL hervorgeht. Die Breitseiten der Tube haben im Allgemeinen eine laterale und mediale, die Kanten eine dorsale und ventrale Lage. Die dorsale Kante pflegt durch festes Bindegewebe der Schädelbasis angeheftet zu sein. Der Verlauf der Tube ist im Allgemeinen ein gestreckter und horizontaler.

Die häutige Tube erhält in der Regel als Stütze Knorpel, der ihr aufgelagert ist. Der Knorpel besteht aus einer die Medianseite der häutigen Tube deckenden Platte, welche sich noch über die dorsale Kante hakenförmig hinwegkrümmt und auch den dorsalen Theil der lateralen Seite bedeckt.

Die Tube hat zwei Muskeln, den Tensor veli und Levator veli. Functionell steht aber nur der Tensor mit ihr in Beziehung, und zwar als Dilator. Der *M. dilatator tubae* entspringt von der Spitze des lateralen Knorpelhakens, schlingt sich um den Hamulus pterygoideus des harten Gaumens herum, um an der sehnigen Platte des weichen Gaumens, welche die hintere Fortsetzung des harten Gaumens bildet und dem beweglichen Theil des weichen Gaumens den Ursprung liefert,

sich anzusetzen. Trotz seiner Bezeichnung als Tensor veli hat dieser Muskel keine Einwirkung auf die Bewegung des Gaumensegels, da ja sein Ansatzpunkt, die Gaumenaponeurose, unbeweglich ist. Der Gaumensansatz ist also der fixe Punkt des Muskels. Seine Züge treten von aussen her schräg an den Tubenhaken heran, bei der Contraction muss der Muskel daher den lateralen Tubenhaken von der medianen Platte abziehen und die Tube eröffnen. Diese Function theilte dem Muskel schon sein Entdecker VALSALVA zu: „Nam si musculus iste leviter digitis trahitur, tunc nasi interna foramina tubaque Eustachiana dilatantur“ (p. 34). Aber erst POLITZER erbrachte den physiologischen Nachweis für diese Function des Muskels durch Reizung seines Nerven, des Trigemini. — Der *M. levator veli* entspringt am Boden der Tube — und zwar ebenso wie der Dilator in deren ganzer Länge — und befestigt sich an dem Gaumensegel derartig, dass innerhalb desselben der Levator der einen Seite schlingenförmig in den der andern Seite übergeht (v. KOSTANECKI). Der fixe Punkt ist der nur wenig bewegliche Tubenboden, der bewegliche Punkt aber das Gaumensegel. Wegen seines parallelen Verlaufs mit der Tube ist eine Wirkung auf dieselbe bei seiner Contraction ausgeschlossen. Bewiesen wird das beim Menschen dadurch, dass beim Phoniren (cf. physiolog. Bemerkungen), wobei ja der Levator, nicht aber der Tensor sich contrahirt, die Tube geschlossen bleibt, dass ferner bei der Lähmung des Levator (Gaumensegellähmung) die Eröffnung der Tube durch den Tensor prompt von Statten geht.

Abweichungen von diesem Durchschnittsverhalten der Tube sind häufig und zum Theil nicht unwichtig für die Auffassung der Cetaceentube: 1) *Ornithorhynchus* hat überhaupt keine Tube (RÜDINGER, ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI), und die Verbindung zwischen Rachen und Paukenhöhle wird, wie bei den Anuren, hergestellt durch ein einfaches Loch an der Seitenwand des Rachens, welches wahrscheinlich nicht verschliessbar ist. Der letztere Umstand repräsentirt, wie aus den physiologischen Betrachtungen hervorgehen wird, functionell einen niedern Zustand. — Auch *Myrmecophaga jubata* soll nach HYRTL keine Ohrtrumpete, ja nicht einmal eine Verbindung von Rachen- und Paukenhöhle haben. Das schloss HYRTL daraus, dass er am macerirten Schädel die Paukenhöhle vorn vollkommen geschlossen fand. Die Annahme HYRTL's ist aber von vorn herein sehr unwahrscheinlich, denn wo eine Paukenhöhle ist, findet sich auch eine Verbindung zwischen dieser und dem Rachen. Die Tube kann nur bei *Myrmecophaga* nicht wie bei den übrigen Säugethieren am vordern Pol der Bulla in diese einmünden. Denn der Nasenrachenraum ist bei diesem Thier dadurch sehr weit nach hinten gerückt, dass die Pterygoide ventral sich zusammenschliessen und, in ähnlicher Weise wie bei den Zahnwalen, den harten Gaumen nach hinten verlängern. Diese Verlängerung ist so stark, dass die hintere Kante des harten Gaumens fast in einer transversalen Linie mit dem hintern Bullarande liegt. Wenn man also nach einem Orificium tubarium bullae am Schädel dieses Thieres sucht, muss man es im

hintern Theil der Bulla suchen, und thatsächlich ist hier am Boden der Bulla ein Loch, welches aller Wahrscheinlichkeit nach der Tube den Eintritt in die Bulla gewährt. 2) Die membranöse Ohrtrumpete ist an ihrer untern Kante nicht zu einer Scheide geschlossen, sondern verharrt in ihrem embryonalen sackartigen Zustand. Ein derartiger Tubensack ist bisher bekannt beim Pferd und Esel (alte Beobachtung), beim Tapir (ZUCKERKANDL), beim Klippschliefer (BRANDT und GEORGE), bei der Fledermaus (RÜDINGER). Von der physiologischen Bedeutung dieses Sackes wird später die Rede sein. 3) Der laterale Knorpelhaken fehlt den Raubthieren mit Ausnahme der Feliden (RÜDINGER), der Tensor entspringt in diesen Fällen von der lateralen Wand der häutigen Tube. Der Rüsselbär (ZUCKERKANDL) hat nur eine schwache Einlagerung von Knorpel in die mediale Wand. Den Beutelthieren, den Edentaten und der *Echidna* fehlt der Tubenknorpel vollkommen (ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI). 4) Der Dilatator tubae setzt sich bei *Dasypus sexcinctus* nicht (?) an die Tubenwand an, nicht an die Gaumenaponeurose beim Hirsch (v. K.). Er fehlt bei *Bradypus didactylus* und *Choloepus didactylus* (v. K.), ist aber bei der Fledermaus vorhanden (v. K.), wo RÜDINGER ihn nicht fand. — Der Levator veli kommt beim Pferd (RÜDINGER) nicht vom Tubenboden, da dieser ja fehlt, sondern wie der Dilatator vom Knorpelhaken und ist hier vielleicht zugleich Erweiterer der Tube. 5) Mensch, Pferd und Hirsch haben noch einen 3. Tubenmuskel, den *M. salpingopharyngeus*. Er entspringt an der medialen Knorpelwand der Tube, und zwar am proximalsten Abschnitt derselben, welcher in den Nasenrachenraum hineinragt, und geht in den Palato-pharyngeus über. Er zieht die mediale Wand des Tubenostiums von der lateralen ab und hilft dadurch das Ostium pharyngis tubae erweitern. Beim Menschen ein sehr schwacher und wenig functionsfähiger Muskel, ist er beim Pferd sehr stark und offenbar der Haupteröffner des in der Ruhe geschlossenen pharyngealen Tubenostiums.

Für die Physiologie sehr wichtig ist die Frage, ob die Tube im Ruhezustand geschlossen sei oder nicht. Beim Menschen nahm man seit TOYNBEE (1853) an, dass sie geschlossen sei, bis RÜDINGER (1865) mit der Behauptung hervortrat, dass dies ein Irrthum sei. Er fand an der menschlichen Leiche den direct unter dem Knorpelhaken gelegenen Theil der Tube geöffnet und nannte ihn die „Sicherheitsröhre“. Uebereinstimmend mit der bisherigen Anschauung aber fand er die übrige Tubenspalte geschlossen und nannte den geschlossenen Theil „die Hilfsspalte“. v. TRÖLTSCHE widersprach dem partiellen Geöffnetsein und suchte die Frage generell durch die vergleichende Anatomie zu entscheiden. Das Resultat war, dass er bei den untersuchten Säugethieren die Tube geschlossen fand. RÜDINGER wiederholte und erweiterte diese Untersuchungen von v. TRÖLTSCHE, Anfangs mit dem Erfolg, der seiner ursprünglichen Ansicht Recht gab, und zwar für Kalb, Ziege, Schaf, Reh, Hirsch, Pferd, Katze, Tiger und Löwe, bis schliesslich die Tube des Schweines und des Marders, die keine „Sicherheitsröhre“ aufweisen, seine Ueberzeugung ins Wanken

brachte. Er revidirte jetzt seine frühern Untersuchungen und trat seinen Rückzug an, der einer gewissen unfreiwilligen Komik nicht entbehrt. Zunächst (1869) gab er beim Menschen zu, dass die Tube, wenigstens im mittlern Theil ihres Verlaufs, wie es der Thatsache entspricht, geschlossen sei, aber bei alten Leuten klaffen könne. Dann (1870) gab er wenigstens die Möglichkeit des Geschlossenseins aus der Anzahl der früher untersuchten Thiere beim Pferd, Hirsch, Reh und der Ziege zu und blieb nur für Schaf, Katze, Tiger und Löwe bei seiner ursprünglichen Anschauung. Es scheint nun, als ob die Wissenschaft nach dieser Erklärung RÜDINGER's über diese Frage zur Tagesordnung übergegangen sei, wenigstens nehmen die Zoologen, soweit sie sich darüber äussern, die Tube am Cadaver jetzt als geschlossen an; auf physiologischem Gebiet aber ist der Streit um den Ruhezustand der Tube noch nicht ganz geschlichtet (cf. später). — Betrachtet man heute die Anschauung RÜDINGER's mit dem Auge der Kritik, so muss man Folgendes sagen: Es kommt für die physiologische Bewerthung der Verhältnisse, auf die ja die ganzen in dieser Richtung unternommenen anatomischen Untersuchungen hinzuliegen, nicht darauf an, ob die Tube in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern ob sie an irgend einem Punkte ihres Verlaufs im Ruhezustand geschlossen sei, und zwar durch einfaches Aneinanderliegen ihrer Wände, etwa in der Weise, wie die Wände der Urethra an einander liegen, denn einen Schliessmuskel der Tube kennen wir nicht. Diese Frage ist nun nicht an der herausgenommenen und in Serienschnitte zerlegten Tube zu entscheiden, wie RÜDINGER es versuchte, denn durch diese Manipulationen kann künstlich ein Klaffen der Wände erzeugt werden, welches in Wirklichkeit nicht besteht. Deshalb ist die Untersuchung *in situ*, wie sie v. TRÖLTSCHE vornahm, allein entscheidend. Man kann nun heute sagen, dass die Tube am Cadaver geschlossen ist, entweder in ihrem ganzen Verlauf, z. B. beim Schwein, Marder und Dachs, oder wenigstens an einer Stelle ihres Verlaufs. Die Lage dieser Stelle ist verschieden. Beim Menschen z. B. befindet sie sich in der Mitte des Verlaufs der Tube, beim Pferd an ihrer pharyngealen Mündung.

Die Tube von *Phocaena* ist ein häutiges Rohr von nur 0,5—0,8 mm Wandstärke, welches des Knorpels und der Muskeln fast gänzlich entbehrt. Das pharyngeale Tubenostium bildet einen senkrechten, etwas schräg von vorn nach hinten gerichteten Spalt mit oberm spitzen und unterm abgerundeten Winkel. Das Tubenostium und der ihm zunächst gelegene, etwa 1 cm lange Theil der Tube ist am Cadaver geschlossen. Die übrige Tube aber klafft von Wand zu Wand 0,1 bis 0,15 mm weit. Die Tube ist im Allgemeinen scheidenartig gebaut, hat eine mediale und laterale Breitseite und eine dorsale und ventrale

Kante. Im Uebrigen aber ist sie ganz eigenartig verändert, und wir wollen diese Veränderung von vier Gesichtspunkten aus besprechen.

1) Die Veränderung der Richtung der Tube. Nur der distale Theil der Tube hat seine ursprüngliche Lage beibehalten. Der proximale Theil hingegen zieht in einem gleichmässig abgerundeten Bogen nach oben (5 Fig. 6, Taf. 13). Diese Krümmung der Tube ist die Folge davon, dass der knöcherne Nasenrachenraum, an dessen Seite das pharyngeale Ende der Tube befestigt ist, sich in Folge der Drehung des Präspheoids mit nach oben gedreht hat (cf. „Rachen“, Cap. „Das Präspheoid“). — Die Tube ist nun sehr lang, denn die gerade Linie, welche die Tubenenden mit einander verbindet, misst $4\frac{1}{2}$ —6 cm. Das ist nicht so sehr die Folge der Drehung des Präspheoids wie seiner gleichzeitigen Verlängerung. In Folge der Aufwärtsdrehung der Tube und dieser im Verhältniss zur Grösse des Thieres enormen Länge derselben liegt nun die pharyngeale Tubenöffnung sehr hoch. Man hat theils desshalb, theils aus dem Grunde, weil die knöcherne Begrenzung des Nasenrachenraums bei den Zahnwalen zu einem Rohr geschlossen ist, angenommen, dass die pharyngeale Tubenöffnung dieser Thiere in der Nase liege. Das ist aber nicht der Fall, denn sie liegt unterhalb der gekrümmten Choanalfäche (Fig. L a, b) welche das knöcherne Rachenrohr von dem Nasenrohr trennt.

2) Die Veränderung der Beziehung der Tube zur Umgebung. Der proximale Abschnitt der Tube liegt, wie immer, an der Innenseite des Pterygoids, der distale Antheil aber gelangt durch die Incisura tubaria, welche durch das Lgt. zu einem Fenster geschlossen ist, auf die Aussenseite des Pterygoids (cf. Fig. 6, Taf. 13). Das kommt sonst nicht vor. Es ist das die Folge der starken Verlängerung des Pterygoids nach hinten. Wir treffen diese bei den Zahnwalen und bei *Myrmecophaga*. In beiden Fällen aber hat sich die Tube diesem Verhältniss in verschiedener Weise accommodirt. Bei *Myrmecophaga* bleibt sie gänzlich auf der Innenfläche des Pterygoids, kann aber deshalb, wie erwähnt, die Bulla erst in ihrem hintern Theil erreichen. Bei den Zahnwalen aber durchbohrt die Tube das lange Pterygoid und kann so die Bulla zwar von vorn erreichen, gelangt aber natürlich dabei an die Aussenseite des Pterygoids. — Der proximale Abschnitt liegt ferner mit seiner medialen Breitseite dem muskulösen Rachenschlauch ein ganzes Stück weit bis zu seinem Verschwinden in die Incisura tubaria direct an (cf. Fig. 6). Das ist die Folge davon, dass durch die Drehung

und Hebung des Nasenrachenraums nicht nur die Tube, sondern auch der Rachenschlauch mit in die Höhe in das enge knöcherne Rachenrohr gezerzt wurde. Ein derartiges längeres Nebeneinanderliegen von Rachenschlauch und Tube kommt sonst nicht vor, denn die Tube schlägt, bald nach ihrem Ursprung aus dem Rachen, gewöhnlich eine horizontalere und mehr nach hinten aussen gehende Richtung ein, als sie der Rachen einschlägt. Dieses scheinbar unwesentliche Aneinanderliegen von Tube und Rachenschlauch ist für die Eröffnung der Tube wichtig, wie wir später sehen werden. — Der distale Abschnitt der Tube liegt nicht wie sonst der Schädelbasis direct an und ist nicht

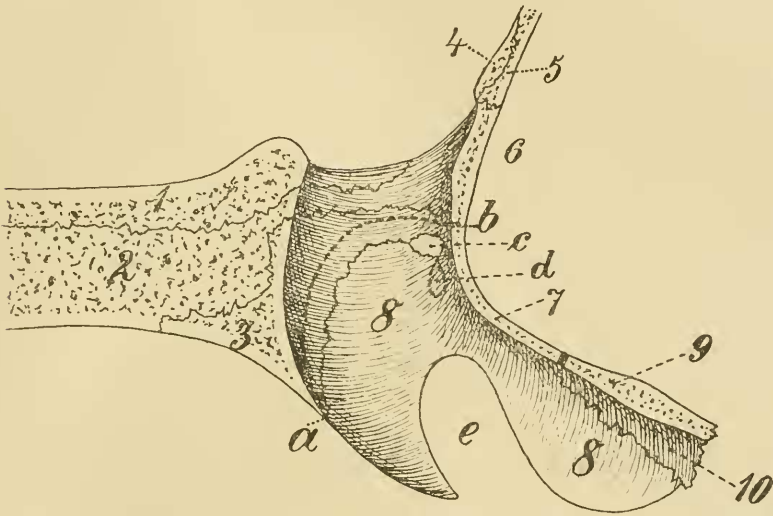


Fig. L. Lateraler Sagittalschnitt durch das knöcherne Nasen- und Rachenrohr einer sehr grossen *Phocaena*. Rechte Seite. Natürliche Grösse. 1 Intermaxillare, 2 Maxillare, 3 Palatinum, 4 Nasale, 5 Frontale, 6 Lamina cribrosa, 7 Präspheoid, 8 Pterygoid, 9 Basisphenoid, 10 Proc. pterygoideus ossis alisphenoides, ab Choanalfäche, c Knochenlücke für eine Vene, d Ostium pharyngeum tubae, e Incisura pterygoidea.

an ihr fixirt, weil sich zwischen ihm und die Schädelbasis das Vestibulum pneumaticum, wie bereits erwähnt, einschleibt (cf. Fig. M). Auch liegt die laterale Wand des distalen Abschnitts der Tube nicht dem M. dilatator tubae an, denn dieser Muskel fehlt bei *Phocaena* in seiner hintern Hälfte, sondern, wie ebenfalls bereits erwähnt, dem Corpus fibro-cavernosum pterygoideum.

3) Die Veränderung der Innenfläche der Tube (Fig. 7, Taf. 13). Es muss sehr auffallen, dass die häutige Tube nicht wie bei den übrigen Säugethieren ein Rohr ist, welches so zu sagen der

Wandspannung entbehrt, sondern dass es in einem starken Zustand allseitiger Spannung seitens der umgebenden Theile sich befindet. Man hat den Eindruck, dass die Tube zu klein ist für den Rahmen, in welchem sie ausgespannt ist. Das giebt sich auch dadurch zu erkennen, dass die herausgeschnittene Tube sich gewissermaassen zusammenzieht und an Länge und Breite kleiner ist als die Tube in situ. Man kann nun zwei Zugrichtungen unterscheiden, welche auf die Tube einwirken, eine longitudinale und eine transversale. Der longitudinale Zug wird dadurch ausgeübt, dass die pharyngeale Mündung sich über die Grössenverhältnisse der Tube hinaus von der tympanalen Mündung entfernt hat. Das ist die Folge von der Drehung und Verlängerung des Präsphenoïds. Der transversale Zug wird ausgeübt von dem straff zwischen Proc. alaris und Proc. falciformis ausgespannten Corpus fibro-cavernosum pterygoideum. Er wirkt natürlich besonders auf das distale Ende der Tube, setzt sich aber noch durch die Incisura tubaria auf das proximale Ende, jedoch nicht bis zum Ostium pharyngeum fort. — Auf diese übermässige Spannung reagirt die Tube nun zunächst durch partielle Hypertrophie des Bindegewebes ihrer Schleimhaut. Die Innenfläche der Tube (Fig. 7, Taf. 13) erscheint nicht, wie bei den andern Säugthieren, glatt oder gefältelt, sondern von einer grossen Anzahl flacher Grübchen bis zu Stecknadelkopfgrösse bedeckt. Die Grübchen entstehen dadurch, dass das Bindegewebe der Mucosa und Submucosa gitterartig hypertrophirt. Im Bereich dieser Hypertrophie ist aber das Bindegewebe auch stark verdichtet, so dass an diesen Stellen Adventitia, Submucosa und Mucosa ein fibröses Continuum bilden bis dicht unter das geschichtete Cylinderepithel der Oberfläche. In den Grübchen des Gitterwerks aber bleibt das Bindegewebe der Schleimhaut zart und umschliesst viele tubulöse Schleimdrüsen und Lymphfollikel, letztere besonders an der ventralen Tubenkante. Diese gitterartige Hypertrophie des Bindegewebes der Schleimhaut ist nun offenbar durch den doppelten Zug entstanden und ist dazu bestimmt, diesem Zug ein Gegengewicht entgegen zu stellen. Denn wir finden die Areolen in den Bindegewebsgittern dem Zuge entsprechend, welcher in jedem Tubenabschnitt überwiegt, angeordnet. Dem gemäss sind die Areolen im distalen Theil quer gestellt, im proximalen Theil aber, wo der Querszug allmählich nachlässt, geht die Querstellung auch allmählich in Längsstellung über, oder aber es tritt an der Tubenmündung, wo der Querszug ganz aufhört, schliesslich eine Längsstreifung der Schleimhaut ein. Das alles ist einem sofort klar,

wenn man die Tube in situ sieht. In der Zeichnung aber (Fig. 7), welche nur nach der herausgenommenen Tube angefertigt werden kann, verwischen sich die Unterschiede in der Stellung der Areolen mehr, weil der Zug fortfällt. Nur eine Stelle der Tubenwandung entbehrt der Areolen gänzlich, das distale Ende der lateralen Wand (Fig. 7 6). Nicht als ob auf diese Stelle nicht auch ein Zug stattfände, sondern die Tube ist an dieser Stelle 2—3 Mal so dick wie in ihrem übrigen Verlauf, ein Verhältniss, wie wir es auch bei den Beutlern treffen, und bedarf daher hier nicht der Verstärkung.

4) Die Veränderung des distalen Tubenrandes. Noch eine andere Reaction der Tube auf den Zug giebt es, das ist die Lösung aus ihrer Umgebung. Sie tritt ausschliesslich an der medialen Wand des distalen Tubenrandes auf und führt zu einer merkwürdigen Veränderung derselben, die eine zweifache Gestalt hat:

a) Die Sichelform. Die Tubenwände sind höchst ungleichmässig an der Bulla befestigt. Während die laterale Wand vermittels eines zipfelförmigen Fortsatzes (Fig. 7 5) ihrer hintern dicken Partie den Proc. tubarius bullae (Fig. G f 6) von unten her kappenförmig umgreift und dadurch eine hinreichende Befestigung an der Bulla erzielt, fehlt der medialen Tubenwand an dem glatten vordern Rande der medialen Bullalippe (Fig. G f 16) ein geeigneter Befestigungspunkt. Durch den Längszug nun, welchen das sich drehende und hebende Prä-sphenoid im Laufe der Entwicklung in immer höherm Maasse auf die Tube ausübt, kommt es zu einer vollkommenen Lösung der medialen Tubenwand von der Bulla und zu einem Abrücken derselben von der Bulla. Diese Lösung erfolgt nicht sehr früh, denn beim 68 cm langen Embryo (Taf. 13, Fig. 8) steht der abgelöste Rand noch ganz in der Nähe der Bulla. Allmählich aber rückt er immer weiter ab und wird um so weiter von der Bulla entfernt gefunden (cf. Fig. 4), je grösser das Thier ist, welches man untersucht. Beim 131 cm langen Thier, dem grössten, welches mir vorlag, betrug die Distanz 1,6 cm. Die scharfe Kante, mit welcher die Tubenwand endet, wird dabei convex nach vorn abgerundet, indem die seitliche Partie der Kante, welche an die stehen bleibende laterale Wand der Tube angewachsen ist, stehen bleibt, die Mitte der Kante aber abrückt. So entsteht allmählich eine Sichelform der hintern Kante, die um so länger ausgezogen erscheint, je älter das Individuum ist, und eine immer grösser werdende Lücke im distalen Ende der medianen Tubenwand, die nicht

auf einen Defect der Wand, sondern auf ein Nachvornrücken derselben zurückzuführen ist. Diese Lücke ist nun der auf so einfache Weise geschaffene Eingang in das Vestibulum pneumaticum, welches später besprochen werden wird.

b) Die Taschenform. Gerade so allmählich, wie sich die mediale Wand des distalen Tubenrandes von der Bulla ablöst, gerade so allmählich löst sie sich auch von der Aussenfläche des Pterygoids (Fig. M 3) ab, mit welchem sie ursprünglich durch denjenigen Fortsatz des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum verbunden ist, welchen dieses Corpus um die mediale Tubenwand herum zur Dura der Basis sendet, wie bereits erwähnt ist. Diese Lösung

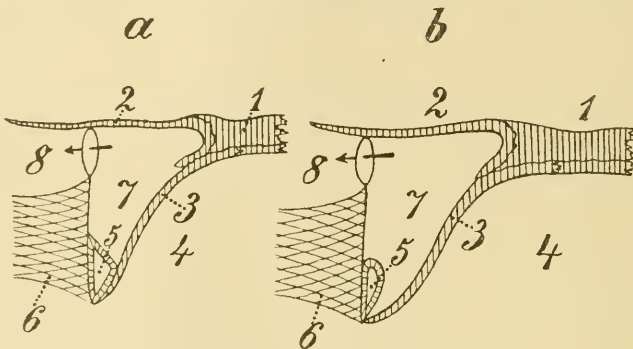


Fig. M. Frontalschnitt durch die Gegend der distalen Tubenhälften, halbschematisch. Rechte Seite. a jüngeres Stadium, beginnende Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid. b älteres Stadium, vollendete Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid. 1 Basisphenoid, 2 Alisphenoid, 3 Pterygoid, 4 Rachenrinne, 5 Tube, 6 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum, 7 Vestibulum pneumaticum, 8 Sinus pneumaticus temporalis.

beginnt (Fig. M a) an der dorsalen Kante der Tube und endet an der ventralen Kante. Dabei geht die ursprünglich ovale Durchschnittsform der Tube im distalen Ende immer mehr in eine Dreiecksform (Fig. M a 5) über, da der gelöste Theil der medialen Tubenwand scharf gespannt wird und als scharf gespannte Membran den Tubenraum (5) von dem Raum des Vestibulums (7) trennt. Wenn nun aber schliesslich die Lösung vollendet ist (Fig. M b), so endet die mediale Wand der Tube in Gestalt einer klaffenden Tasche (Taf. 13, Fig. 9), die deshalb spontan klafft, weil die Basis der Tasche, der nicht gedehnte, dicke distale Abschnitt der lateralen Tubenwand, kürzer ist als der Taschensaum, die allmählich gedehnte und gelöste mediale Tubenwand. Diese Tubentasche fand ich im

Ganzen nur 3 mal, bei einem 125 cm grossen Exemplar doppelseitig, bei dem 131 cm langen Exemplar nur rechtsseitig. Sie war noch weiter nach vorn von der Bulla abgerückt als die am weitesten abgerückte Tubensichel und stand nahe der Fenestra pterygoidea. Diese Taschenform repräsentirt offenbar die Altersform der Tube, die Sichelform ihre Jugendform. — Der Mechanismus der Ablösung der medialen Tubenwand von dem Pterygoid ist nun ein äusserst einfacher. Mit zunehmendem Alter vergrössert sich, wie alle pneumatischen Hohlräume, so auch das Vestibulum. Das geschieht durch Ausbauchung des Pterygoids gegen die knöcherne Rachenrinne zu (Fig. M b 3). Die Tube aber kann dem abrückenden Pterygoid nicht folgen, weil sie fest mit der medialen Wand des nicht dehnbaren Corpus fibro-cavernosum verbunden ist (Fig. M). So übt also dieses Corpus den schon als Moment für die Umgestaltung der Innenfläche der Tube herangezogenen sehr starken Querkzug auf die distale Hälfte der Tube aus, welcher mit der vollkommenen Lösung der medialen Tubenwand vom Pterygoid endet.

Knorpel. Von Knorpel fand ich unter den 2 mikroskopisch darauf hin untersuchten Tuben nur einmal eine kleine, dazu noch lacunär ausgezackte Knorpelinsel in dem verdickten Theil der distalen Lateralwand der Tube. Dieser an und für sich ja unwesentliche Befund bestärkt indess unsere Annahme, dass die Zahnwaltube einstmals, wie die Tube der höhern Säugethiere, Knorpel in grösserer Ausdehnung besass.

Muskeln. Betrachtet man die Innenfläche des muskulösen Rachenschlauchs (Fig. N), so bemerkt man, dass nur der hintere Rand des spaltförmigen Tubenostiums (5,) ohne Muskeln bleibt, dass aber im Uebrigen folgende Muskeln mit ihm in Berührung treten: 1) Der *M. constrictor pharyngis superior* (1) und seine Genossen. Er begrenzt den Tubenspalt von vorn, zieht aber an ihm vorbei, ohne in innigere Beziehungen zu ihm zu treten. 2) Der *M. salpingo-pharyngeus* (2). Er endet in dem untern, wulstig in das Tubenostium vorspringenden Winkel, geht aber nicht auf die eigentliche Tube über, ganz wie beim Menschen, beim Hirsch und beim Pferd, bei welchen er ja allein vorkommt. 3) Einige schräg, von median und unten her aus den Zügen des *Constrictor superior* zum vordern, untern Theil des Tubenostiums hinziehende Fasern, das Rudiment des *M. dilatator tubae* (3). Diese Fasern, von v. KOSTANECKI entdeckt, gehen auf die innere, dem Pharyngealschlauch anliegende Fläche der Tube in der Weise über, dass sie sich ihr einfach auflegen. Sie sind gut entwickelt,

und ihre Anzahl schwankt zwischen 10 und 20. Sie lassen sich bis $\frac{1}{2}$ —1 cm weit auf die Tube verfolgen. 4) Der M. levator veli (4) tritt, sich schnell und stark verjüngend, gegen den obern Tubenwinkel heran; meist erreicht er ihn nicht ganz, wenn er es aber thut, so kann er, wie der Dilator, sich ein Stückchen weit auf den Anfang der membranösen Tube fortsetzen. Ich untersuchte die Tuben sämtlicher mir zur Verfügung stehenden Phocänen besonders auf diesen für die Homologisirung des Muskels so wichtigen Punkt und fand im Ganzen einen deutlichen Uebergang des Levator auf die Tube mit Sicherheit nur 3mal, und zwar mit 2 oder 3 Fäserchen, und hinzufügen möchte ich, dass die Präparation dieses Muskeltheils, wie überhaupt der ganzen Musculatur um das Tubenostium herum, äusserst mühsam ist.

In meiner Arbeit über den Rachen gab ich an, dass die Fasern des Dilators sowohl wie des Levators sich über die ganze Tube hinweg nachweisen liessen. Das ist aber nach eingehender Untersuchung nur mit starker Einschränkung der Fall. Zunächst, und hierauf fusste hauptsächlich meine damalige Angabe, fanden sich in 23 Schnitten, welche ich von der Tube des 68 cm langen Embryos aus allen Theilen anfertigte, 9 Schnitte aus dem proximalen und medialen Drittel, welche Muskelfasern aufwiesen. In einer weitem Serie von Schnitten aus der Tube einer ältern *Phocaena* fand ich aber keine einzige Muskelfaser. Ich untersuchte nun des weitem die Tuben sämtlicher Phocänen mittels Zupfpräparaten, welche ich der Aussenfläche der Tubenscheide entnahm, und fand nur noch 2mal — abgesehen natürlich vom proximalen Ende — Muskelfasern, und zwar beide Male im mittlern Drittel der Tube. Im Uebrigen aber erwiesen sich die feinen Fäserchen, welche der Aussenwand der Tube in Längsrichtung angeordnet vielfach aufliegen und Muskelfasern mit blossem Auge äusserst ähnlich sehen, unter dem Mikroskop als dünnwandige, mit Blutkörperchen angefüllte Gefässe.

Dieser Befund von Muskelfasern auch im weitem Verlauf der Tube hat für uns ein hohes Interesse, denn er lehrt, dass sich auch bei *Phocaena* die Tubenmuskeln einstmals über die ganze Tube erstreckt haben, was ja auch von vorn herein wahrscheinlich, weil es bei allen andern Säugethieren der Fall ist. Die Frage nun, weshalb denn die mit der Tube im Contact tretende distale Hälfte dieser Muskeln zu Grunde gegangen ist, während die proximale an den Gaumen herantretende Hälfte blieb, ist im Lichte unserer bisherigen Betrachtungen leicht zu beantworten: Dadurch, dass das Tuben-

ostium durch die Drehung und Hebung des Nasenrachenraums stark in die Höhe gezogen wurde, wurden die Tubenmuskeln mit in die Höhe gezogen und am Ostium pharyngeum tubae in einem so spitzen Winkel geknickt, dass eine einheitliche Function der beiden Abschnitte der geknickten Muskeln unmöglich wurde. Es blieb nun, weil functionell nicht gut ersetzlich, der Gaumenantheil der Muskeln erhalten und übte auch weiterhin die Function des Hebens des Gaumensegels (*M. levator*) und der Eröffnung der Tube (*M. dilatator*) wie bei den andern Säugethieren aus. Es verschwand aber, als in der neuen Anordnung functionsunfähig und daher überflüssig, der Tubenantheil der Muskeln. Was den Levator des Tubenantheils anbelangt, so bedurfte er nicht des Ersatzes, da er zur Tubeneröffnung nicht in Beziehung steht. Der Dilatator aber bedurfte desselben, und dieser wurde ihm dadurch geschaffen, dass der Tube in ihrer ganzen Ausdehnung, mit Ausnahme des proximalsten, der Einwirkung der Muskeln noch zugänglichen Abschnitts, durch Spannung ihrer Wände ein constantes Lumen gegeben wurde.

Geschichte. Es kann nicht überraschen, dass die Ohrtrumpete der Zahnwale, wegen ihrer Eigenart, vielfach Gegenstand der Aufmerksamkeit gewesen ist. Es thaten der Ohrtrumpete von *Phocaena* oder von *Delphinus delphis*, welche, wie ich an einem alten, mir zur Verfügung stehenden Spirituspräparat sehe, derjenigen von *Phocaena* vollkommen gleich ist, Erwähnung: HUNTER (1797), CAMPER (1820), v. BAER (1826), RAPP (1837), BRESCHET (1838), ZUCKERKANDL (Delphin, 1886), v. KOSTANECKI (*Phocaena* und Delphin, 1891), BEAUREGARD (Delphin, 1894), RAWITZ (1901), DENKER (1902). In Folgendem sollen nur die Punkte erwähnt werden, in welchen die Autoren von der oben gegebenen Schilderung abweichen. Als Curiosum verdient es zunächst der Erwähnung, dass BRESCHET die Ohrtrumpete ganz leugnete. Er wurde zu dieser Annahme verleitet, weil er fand, dass das Mittelohr und die pneumatischen Hohlräume Blut enthielten und wahrscheinlich venöse Sinus seien, ein Irrthum, dessen Ursache später noch besprochen werden soll. Unter diesen Umständen sagt BRESCHET ganz richtig, könne keine Ohrtrumpete vorhanden sein, denn sonst müsse sich das Thier in den Rachen verbluten. — v. BAER glaubt

(p. 1838), dass die Tube aus Faserknorpel gebildet sei, er glaubt auch, dass sie eine Musculatur habe, welche ihr Lumen im Sinne einer Inspiration und Expiration etwas erweitern und verengern könne. RAPP, welcher die Ohrtrompete zuerst eingehender beschreibt, hält die Grübchen ihrer Innenfläche für Klappen. ZUCKERKANDL, welcher die Tube auch histologisch untersuchte, hält sie für ein cylindrisches Rohr, welches in der Mitte ihres bogenartigen Verlaufs geknickt sei. Er fand auch einen Tensor palati im distalen Tubenabschnitt, meint aber hiermit, wie bereits erwähnt, offenbar den Pterygoideus internus. Das vordere Ende der Tube indess fand er merkwürdiger Weise frei von Muskeln. BEAUREGARD und DENKER verlegen die Incisura pterygoidea nicht in das Pterygoid, sondern in das Pterygoid und Sphenoid. RAWITZ endlich fand, wie ZUCKERKANDL, die Ohrtrompete im mittlern Theil geknickt. — Vergeblich aber dürfte es sein, durch eine der bisherigen Zeichnungen (v. BAER, ZUCKERKANDL, v. KOSTANECKI, RAWITZ) sich mehr als eine dunkle Vorstellung von den wirklichen anatomischen Verhältnissen der Ohrtrompete von *Phocaena* zu machen, wobei allerdings zu berücksichtigen ist, dass ihre bildliche Darstellung nicht leicht ist. — Von rein anatomischen Thatsachen waren bisher nicht bekannt: die Befestigung der Tube an dem Proc. tubarius und die Taschenform des distalen Tubenendes. Gänzlich unbekannt war die Mechanik des Umbaus der Tube.

b) Physiologie.

Vergleichende Physiologie der Ohrtrompete der Säugethiere. Die physiologischen Daten, welche wir von der Tube besitzen, sind begreiflicher Weise fast sämmtlich an der menschlichen Tube gewonnen. Doch lässt sich wegen des im Princip vollkommen gleichen Baues der Ohrtrompete des Menschen und wenigstens der höhern Säugethiere gar nicht daran zweifeln, dass die physiologischen Verhältnisse der Menschentube ohne Bedenken auf die Säugethiertube angewandt werden können.

Die Ohrtrompete dient dem freien Luftaustausch zwischen Trommelhöhle und Rachen resp. äusserer Atmosphäre. Dieser ist zum guten Hören nothwendig, denn ist die Tube verstopft, so tritt Schwerhörigkeit ein, wie es die tägliche klinische Erfahrung am Menschen zeigt. Hierbei sinkt das Trommelfell ein, denn in der längere Zeit abgeschlossenen Paukenhöhle tritt eine Absorption (nach LÖWENBERG Diffusion) der eingeschlossenen Luft ein. So lastet jetzt der überwiegende atmosphärische Luftdruck auf der äussern Trommelfellfläche und treibt das Trommelfell und die mit ihm verbundene Kette der Gehörknöchelchen nach innen. Dadurch wird, in unvortheilhafter Weise für die Function des Hörens, die Kette festgestellt und der Druck im Labyrinth (POLITZER) erhöht.

Die Trommelhöhlenventilation tritt für gewöhnlich nur in dem kurzen Momente des Schlingacts ein, während die Tube die übrige Zeit hindurch in dem bei der anatomischen Uebersicht schon erörterten Sinne geschlossen ist (TOYNEE). Dieses Geschlossensein der Tube ist für das feine Hören nothwendig, denn wirken, wie das bei offen stehender Tube der Fall ist, die Schallwellen der Luft auf die äussere und zugleich auf die innere Fläche des Trommelfells ein, so werden dessen Schwingungen bei symmetrischer Einwirkung der Schallwellen aufgehoben (Versuche von MACH u. KESSEL), bei unsymmetrischer beeinträchtigt.

Die physiologischen Beweise für das Geschlossensein der Menschentube, ausserhalb des Schlingacts, sind im Wesentlichen folgende: 1) Verstärkt man in der Taucherglocke resp. dem pneumatischen Cabinet den Druck allmählich, so sinkt das Trommelfell ein (MACH u. KESSEL, MAGNUS, besonders aber HARTMANN). Denn der auch im Rachen erhöhte Druck schliesst die Tube nur noch fester zu, indem er die mediane Wand des pharyngealen Tubenendes, soweit sie im Rachen liegt und so dem Drucke zugänglich ist, gegen die laterale Wand andrückt (HARTMANN). Das wäre aber nicht möglich, wenn die Tube von vorn herein nicht geschlossen wäre, denn dann würde der allmählich erhöhte Luftdruck sich in die Paukenhöhle fortsetzen und dem von aussen auf das Trommelfell wirkenden Luftdruck das Gleichgewicht halten. So aber überwiegt der äussere Druck den Druck in der abgeschlossenen Paukenhöhle, und das Trommelfell sinkt ein. 2) Erhöht man den Druck im Rachen dadurch, dass man bei zugehaltener Nase, geschlossenem Munde, geöffneter Stimmritze und gesenktem Gaumensegel kräftig exspirirt (VALSALVA'scher Versuch), so tritt erst bei einem gewissen Druck und plötzlich Luft in die Trommelhöhle ein, subjectiv fühlbar, objectiv hörbar mittels Hörschlauchs und sichtbar durch Vorwölbung des Trommelfells oder (POLITZER) an einem in den äussern Gehörgang eingeführten Manometer. Wäre nun die Tube von vorn herein offen, so müssten die genannten Erscheinungen auch schon von vorn herein bei Steigerung des Druckes eintreten. Weshalb nun durch den auf diese Weise erhöhten Druck eine Sprengung des Tubenverschlusses eintritt, ganz im Gegensatz zu dem erhöhten Druck in der Taucherglocke, lässt sich nur dadurch erklären, dass bei der übermässigen Anstrengung der Expirationsmuskeln schliesslich auch eine Mitbewegung des Dilatator tubae eintritt. 3) Erhöht man den Druck im Nasenrachenraum dadurch, dass man mittels eines luftdicht eingesetzten Gummiballons Luft in die Nase bläst, während zur Erzielung eines abgeschlossenen Raumes das andere Nasenloch zugehalten und das Gaumensegel durch Phoniren gehoben wird (LUCAE'scher Versuch), so tritt derselbe Effect wie vorher ein. Hier aber ist es das Dazwischentreten des durch das Phoniren angespannten Levator veli zwischen äussere und innere Tubenwand, welches der comprimirten Luft gestattet, den Tubenverschluss aufzuheben, wieder im Gegensatz zur Wirkung der comprimirten Luft im pneumatischen Cabinet und der Taucherglocke. 4) Bläst man vermittels eines in die Rachenmündung

der Ohrtrumpete eingeführten Katheters Luft in die Tube, so gelangt dieselbe, wie die tägliche Erfahrung lehrt, erst bei einem gewissen Druck in die Paukenhöhle. 5) Führt man durch die Tube bis in die Paukenhöhle einen dünnen elastischen Katheter ein, welcher an der Stelle, wo er im eingeführten Zustand im Nasenrachenraum liegt, eine seitliche Oeffnung hat, so hört man die eigene Stimme und ebenso den In- und Expirationsstrom der Luft äusserst laut in dieses Ohr eindringen (POORTEN). Das lässt sich aber nur dadurch erklären, dass durch den Katheter der normal vorhandene Tubenverschluss aufgehoben wird. Wenn diese Symptome spontan auftreten (Autophonie), so bezieht man sie mit Recht auf ein krankhaftes Offenstehen der Tube.

Einen Gegenbeweis gegen das Geschlossensein der Tube im Ruhezustand hat man darin erblicken wollen, dass bei vielen Menschen bei der Inspiration eine leichte Vorwölbung, bei der Expiration eine leichte Einziehung des Trommelfells beobachtet werden kann (POLITZER, LUCAE, HAMMERSCHLAG). Mit Recht hat HARTMANN darauf aufmerksam gemacht, dass diese Bewegungen des Trommelfells nicht den Schluss auf ein Offenstehen der Tube zulassen; denn stünde die Tube thatsächlich offen, so müsste bei der Inspiration, entsprechend dem negativen Druck im Rachen, bei diesem Act eine Einsenkung, bei der Expiration, entsprechend dem positiven Druck, eine Vorwölbung, in Summa also gerade die entgegengesetzte Bewegung zu Stande kommen. LUCAE hat nun die richtige Erklärung für dieses Phänomen gegeben, indem er nachwies, dass bei vielen Personen der Levator veli sich mit der Inspiration leicht anspanne, und dass dadurch, dass er den Boden der Tube hebe, eine Verengung der in der Mitte zwar geschlossenen, im distalen Verlauf aber klaffenden Ohrtrumpete eintreten müsse: der in diesem Raume durch die comprimirt Luft erhöhte Druck müsse sich ungehindert in die Pauke fortsetzen, wodurch die beschriebene Bewegung des Trommelfells zu Stande komme. — Eine seltener zu beobachtende Erscheinung ist es, dass das Trommelfell inspiratorisch einsinkt, expiratorisch sich aber vorwölbt, und hier hat man es mit einem abnorm losen Verschluss der Tube (HARTMANN) oder mit einem abnormen Offenstehen derselben zu thun.

Die physiologischen Beweise für das Geöffnetwerden der Tube beim Schlingact sind folgende: 1) Die Einziehung des Trommelfells bei positivem Druck in der Taucherglocke und dem pneumatischen Cabinet wird sofort aufgehoben, wenn man schlingt (MAGNUS, HARTMANN). 2) Die Vorwölbung des Trommelfells beim VALSALVA'schen und LUCAE'schen Versuch wird sofort aufgehoben, wenn man schlingt. 3) Wenn man in das eine Nasenloch bei zugehaltenem andern Nasenloch mittels eines Gummiballons während eines Schlingacts Luft einbläst (POLITZER'sche Versuch), so tritt die Luft in die Trommelhöhle schon bei viel geringerem Druck ein als beim LUCAE'schen Verfahren, was zwar nur den Schluss zulässt, dass beim Schlingact die Wände weniger fest anliegen als beim Phoniren. Wie vorher aber lässt die Vorwölbung des Trommelfells beim Schlingen sofort nach. 4) Wenn man bei zugehaltener Nase schluckt, so sinkt

das Trommelfell ein (sog. TOYNBEE'scher Versuch). Das kann man sich nur erklären, wenn man annimmt, dass im Schlingact die Tube sich öffnet; denn nur dann kann der verminderte Druck, welcher im Nasenrachenraum bei zugehaltener Nase beim Schlingact dadurch entsteht (POLITZER), dass ein Theil der im Nasenrachenraum enthaltenen Luft verschluckt wird, sich in die Pauke fortpflanzen. Andererseits wird nach vollzogenem TOYNBEE'schen Versuch die Einziehung wie in der Taucherglocke sofort aufgehoben, wenn man die Schlingbewegungen bei offener Nase wiederholt. Diese Aufhebung der Druckdifferenz kann aber ebenfalls nur durch die Oeffnung der Tube im Schlingact zu Stande kommen. 5) Hält man vor die Nasenöffnung eine tönende Stimmgabel, so hört man sie während des Schlingacts lauter (POLITZER's Stimmgabelversuch), und das kann man sich nur durch die Oeffnung der Tube während dieses Actes erklären. — Diesen vielen Beweisen stellte besonders LUCAE hartnäckig den Einwand entgegen, dass die directe Besichtigung des Ostium pharyngeum tubae erkennen lasse, dass dieses in Ruhe weit offen stehende Ostium beim Schlingact sich schliesse. Dabei lege sich der contrahirte Levator veli derart zwischen die äussere und innere Wand der Tube, dass nur von einer Schliessung der Tube beim Schlingact die Rede sein könne. Durch sorgfältige, seitdem vielfach bestätigte Beobachtungen trat zuerst ZAUFAL diesem Einwand entgegen, indem er zwar die Verengerung des Tubenostiums beim Schlingact bestätigte, gleichzeitig aber bemerkte, dass zwischen der durch den Levator aus einander gedrängten äussern und innern Wand der Tube, besonders an der obern Spitze des Ostiums, ein genügend weiter Spalt für den Durchtritt der Luft übrig bleibe.

Betrachten wir nun einmal, in welcher Weise die Ohrtrompete von *Phocaena* die allgemeine Function der Säugethiertube erfüllen muss, so ergeben sich einzelne nicht unbedeutende Abweichungen: Es braucht nur das pharyngeale Tubenostium und der ihm zunächst liegende, etwa 1 cm lange Theil des Tubenrohres eröffnet zu werden, denn die übrige Tube klafft spontan 0,1—0,15 mm weit, wie erwähnt. Als Vergleich dient uns zweckmässig die Pferdtube, denn auch sie bedarf wegen der Anwesenheit des Tubensackes eigentlich nur einer Eröffnung des proximalen Abschnitts. Beim Pferde geschieht diese dadurch, dass zunächst, wie bei allen Säugethieren, der Dilator tubae die laterale Tubenwand von der medialen nach aussen abzieht. Gleichzeitig aber wird auch die mediale Wand von der lateralen nach innen abgezogen durch den sich an die mediale Wand ansetzenden Salpingo-pharyngeus. Bei *Phocaena* nun muss die Eröffnung der Tube, hauptsächlich wegen des senkrechten Verlaufs des proximalen Tubentheils, ganz anders als beim Pferd erfolgen: Zunächst wird das Tubenostium dadurch eröffnet, dass der Salpingo-pharyngeus (2) den wulstigen untern Winkel

des Ostiums herabzieht und dass der Dilator tubae den Wulst gleichzeitig nach vorn zieht, indess verrichtet bei der Eröffnung des Ostiums der Salpingo-pharyngeus wegen seiner grössern Mächtigkeit zweifellos den allergrössten Theil der Arbeit im Vergleich zum Dilator, von dem ja nur einige Fäserchen auf die Tube übertreten. — Ausser dem Ostium ist aber noch der nächst anliegende Theil der Tube zu eröffnen, und für diese Eröffnung steht kein Tubenmuskel zur Verfügung, wenn man von den hierzu wohl zu schwachen Fäserchen des Dilators absieht. Die Eröffnung dieser Strecke scheint mir nun durch folgenden ebenso ein-

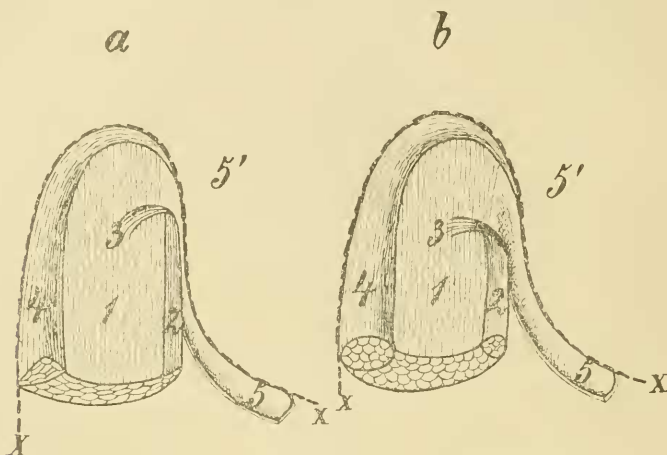


Fig. N. Innenfläche des obersten Stückes des musculösen Rachenschlauchs von *Phocaena* nach Entfernung seiner Schleimhaut. Rechte Seite. Natürliche Grösse (grosses Thier). Die Tube verläuft in Wirklichkeit nicht, wie in der Figur, nach hinten, sondern nach aussen. a Ruhezustand der Musculatur. b Contractionszustand (Schlingact). 1 M. constrictor pharyngis superior und seine Genossen (cf. „Rachen von *Phocaena communis* LESS.“), 2 M. salpingo-pharyngeus, 3 M. dilator tubae (rudimentär), 4 M. levator veli, 5 Tuba Eustachii, 5' Orificium pharyngeum tubae; Linie *xx* giebt diejenige Linie an, in welcher Rachenschlauch und Tube am knöchernen Rachenrohr festgewachsen sind.

fachen wie sinnreichen Mechanismus bewerkstelligt zu werden: Wenn sich beim Schlingact (Fig. N b) der in einen Muskel (1) vereinigte M. constrictor pharyngis superior, M. palato-pharyngeus (Pars externa) und M. thyreo-palatinus (cf. „Rachen“, p. 28) contrahirt, so muss sich der Rachenschlauch nicht nur verkürzen, entsprechend der Anordnung seiner longitudinalen Fasern, sondern auch in der Quere zusammenrollen, entsprechend der constrictor-artigen Anordnung seiner untern Fasern (cf. „Rachen“, p. 77). Das ist nun nur so denkbar, dass die hintere Hälfte des Muskels, welche,

im Gegensatz zur vordern dem knöchernen Nasenrohr nicht adhärent ist, sich von dem letztern entfernt, und dies ist wiederum nur möglich, wenn sich die weiten, zwischen Rachenschlauch und Knochen gelegenen Venen (Fig. L c) in entsprechender Weise mit Blut füllen. Wenn nun der Constrictor und seine Genossen sich zusammenrollen, so wird sich der hintere, nicht fixirte Rand dieser Muskeln dem vordern fixirten nähern. Dem hintern Rand aber liegt die mediale (in der schematischen Zeichnung die vordere) Wand der Tube an. Diese Wand aber ist beweglich und muss sich deshalb von der lateralen hintern, am Knochen fixirten Wand der Tube abheben, indem sie dem nach vorn rückenden hintern Constrictorrand folgt.

Natürlich wird die Tube auch beim Wal durch den Schlingact geöffnet. Schluckt nun der Wal, während er der Ruhe pflegt, d. h. während er, an der Oberfläche des Wassers schwimmend, sein äusseres Nasenloch über den Wasserspiegel erhebt, so erfolgt bei ihm die Tubenventilation auf normale Weise. Schluckt er aber, seine Beute verschlingend, während er taucht, so befindet er sich in Bezug auf sein Mittelohr in derselben Lage wie der Mensch, welcher bei zugehaltener Nase (TOYNBEE'scher Versuch) schluckt; d. h. die Luft wird in der Paukenhöhle verdünnt. Aber diese Verdünnung wird ganz im Gegensatz zum Menschen beim Wal dadurch momentan ausgeglichen, dass die in Fülle in dem Mittelohr des Wales vorhandenen dünnwandigen Venen sich durch die Aspiration mehr mit Blut füllen und den negativen Druck ausgleichen. Schon aus diesem Grunde kann also das Schlucken unter Wasser keinen nachtheiligen Einfluss auf die Spannung des Trommelfells und die Gehörknöchelchenkette des Wales haben, selbst wenn diese Organe dieselbe Beweglichkeit hätten wie bei den Landsäugethieren. Hiervon indess im nächsten Capitel.

4. Die Paukenhöhle.

a) Morphologie.

Uebersicht. Entfernen wir die äussere Lippe der Unterfläche der Bulla (Fig. 8 u. 9, Taf. 13), so haben wir die eiförmige Paukenhöhle eröffnet. Sie ist geräumig, doch nicht übermässig, denn die Paukenhöhle des Seehundes oder des Löwen ist z. B. etwa ebenso

gross. Zwar liess die breite Unterfläche der Bulla auf eine grössere Paukenhöhle schliessen, indess ist ja die innere Lefze der Bulla solide (cf. Fig. A) und kann sich deshalb nicht an der Bildung der Paukenhöhle betheiligen.

Zunächst fällt uns die abnorme Dicke, im Durchschnitt etwa $\frac{3}{4}$ mm, und Auflockerung der ganzen Paukenhöhlenschleimhaut auf. Durch diese Veränderung treten Einzelheiten der Paukenhöhle, Gehörknöchelchen, Trommelfell etc., ganz im Gegensatz zu den Landsäugethieren, erst nach Entfernung der Schleimhaut zu Tage. Eine derartige Beschaffenheit kennen wir ausser beim Wal nur noch beim Seehund. Nach TANDLER, dessen Angaben ich vollkommen bestätigen kann, ist hier die Schleimhaut noch dicker, etwa 1 mm stark, und verdickt sich sogar am Promontorium so stark, dass man hier mit TANDLER von einem Corpus cavernosum reden kann, welches jedoch nicht gesondert, wie beim Wal, in die Paukenhöhle vorspringt. Im Gegensatz zum Wal ist indess der eigentlich schalleitende Apparat, das Trommelfell und die Gehörknöchelchen, wie immer, von zarter Schleimhaut bekleidet. TANDLER hält es für wahrscheinlich, dass die Verdickung der Schleimhaut den Zweck habe, durch ihre Anschwellung beim Tauchen den Wasserdruck, der hierbei auf der Aussenfläche des Trommelfells lastet, zu paralysiren. Diese Möglichkeit soll nicht bestritten werden, allein es will mich wahrscheinlicher dünken, dass wir es hier mit einer akustischen Einrichtung (siehe Physiologie) zu thun haben.

In der Paukenhöhle fällt nun sofort ein eigenthümlicher Gefässkörper, das Corpus cavernosum tympanicum, auf, der die Gehörknöchelchen verdeckt. Wir werden ihn aber erst später eingehend betrachten.

Nach Entfernung der Schleimhaut, des Corpus cavernosum und auch der soliden innern Lippe der Bulla haben wir nun die Ansicht, wie sie uns Fig. 10, Taf. 13, giebt. Wir bemerken an der Innenseite der Paukenhöhle das mächtig gewölbte Promontorium (6), das Tympanicum mit dem nach innen sehenden ovalen Fenster (8) und dem nach hinten sehenden runden Fenster (9). Im ovalen Fenster sitzt der Steigbügel (14). Zu ihm krümmt sich der lange Fortsatz des Ambos herab (13). Vor dem Ambos liegt der Hammer (11). Die ganze Kette der Gehörknöchelchen liegt im obern Abschnitt der Paukenhöhle, der obern Nebenhöhle HYRTL'S, oder dem Cavum epitympanicum. Hammer und Steigbügel haben ihren Muskel (15 u. 16), und der N. facialis (17) tritt, vom Steigbügel verdeckt, aus der Apertura tym-

panica canalis Fallopie heraus, verläuft dann frei durch die Paukenhöhle und verlässt sie an ihrem hintern Ende. Somit hätten wir also alle Theile in der Paukenhöhle wiedergefunden, wie sie den Landsäugethieren — abgesehen natürlich vom Gefässkörper — eigen sind, und auch die allgemeine Anordnung der Theile ist dieselbe, wie wir sie bei der grössten Zahl der Säugethiere zu finden gewohnt sind. Allein sie haben im Einzelnen eine Anzahl sehr merkwürdiger Abweichungen aufzuweisen. 1) Das Trommelfell ist weit vom Hammer entfernt und vermittelst eines langen, spornartigen Fortsatzes mit dem Hammer, welchem der Stiel so gut wie fehlt, verbunden. 2) Vom Hammer geht ein gekrümmter Fortsatz fast direct nach aussen zur Wand der Bulla. Das ist der Proc. Folianus des Hammers, wie wir später sehen werden, der also beim Wal statt nach vorn nach aussen verläuft. 3) Dringen wir mit einer Sonde unter dem Sporn des Trommelfells dorsalwärts gegen das Cavum epitympanicum vor, so findet die Sonde hier keinen Widerstand, sondern kommt an der Dorsalfäche des Tympano-Perioticums zum Hiatus epitympanicus heraus.

Diese drei Abnormitäten finden sich nun sämmtlich im lateralen Abschnitt der Paukenhöhle vor. Es ist also möglich, dass sie von einer Abnormität dieses Abschnitts selbst abhängen, und diese ist in einer starken Ausbauchung der lateralen Bullawand gegeben. Durch diese hat die Paukenhöhle in der Breite erheblich gewonnen, und zwar das Stück, welches seitlich von der Linie *aa*, der äussern Grenzlinie der Gehörknöchelchenkette, gelegen ist. Da nun die Gehörknöchelchenkette so ziemlich an ihrem gewöhnlichen Orte liegen blieb, wie die alten Beziehungen der Knöchelchen unter sich und zur obern Nebenhöhle beweisen, so musste beim Process der Ausbauchung die Verbindung zwischen Trommelfell und Hammer in die Länge gezogen werden und der Proc. Folianus des Hammers, welcher beim Wal mit der Bullawand verwachsen ist, seine sagittale Richtung in eine transversale umändern. Endlich verdankt auch der Hiatus epitympanicus seine Entstehung dem Abrücken der lateralen Bullawand. Denn mit ihr wurde auch der Trommelfelling und mithin auch seine obere Unterbrechung, die Incisura Rivini, nach aussen abgerückt. So entstand zwischen dieser Incisur und dem Perioticum ein Spalt, der Hiatus epitympanicus. So sehen wir denn in der Ausbauchung der lateralen Bullawand die bisher nicht erkannte Ursache für jene 3 Abnormitäten. Die Bedeutung der Ausbauchung aber werden wir später kennen lernen.

Entfernen wir nun zum Schluss auch den Rest der Bulla mit dem Trommelfell, die Gehörknöchelchen mit ihren Muskeln und den N. facialis, so bleibt uns das Perioticum (Fig. 11, Taf. 13) übrig. Wir überblicken, nachdem wir den Knochen ein wenig um seine sagittale Axe gedreht haben, das Dach des medialen, also des ursprünglichen Theiles der Paukenhöhle. Es wird in seiner vordern Hälfte von der Spitze des Petrosus (3) und vom Proc. anterior petrosi (4), in seiner hintern Hälfte vom Proc. post. (mastoideus) petrosi (5) gebildet. Zwischen beiden Hälften befindet sich eine leichte Incisur für den Hiatus epitympanicus. Was uns nun hier besonders interessirt, das ist die obere Nebenhöhle, d. h. jener Raum, in welchem Hammer und Ambos lagen. Von einer Höhle kann hier nun gar nicht die Rede sein, denn die obere Nebenhöhle wird ganz allein durch ein flaches Grübchen (7) im hintern Theil des Proc. anterior repräsentirt. In diesem Grübchen lag der Hammerkopf, von dem Grübchen nur durch einen haarfeinen Zwischenraum, nicht aber, wie es in Fig. A fälschlich gezeichnet ist, durch einen grössern Zwischenraum getrennt. Die Verbindungsstelle (7) des kurzen Ambosschenkels mit dem Perioticum liegt dagegen schon an der medianen Wand des Hiatus epitympanicus (8). Der Proc. post. endlich ist rinnenartig ausgehöhlt (10) zur Aufnahme des N. facialis.

Doch wenden wir uns nach dieser topographischen Uebersicht über die Paukenhöhle jetzt ihren Gebilden im Einzelnen zu:

Das Trommelfell.

Das Trommelfell, jene durchsichtige Bindegewebsmembran, welche zwischen äusserm Gehörgang und Paukenhöhle ausgespannt ist, ist gewöhnlich quer oval und bei den Säugethieren derartig trichterförmig nach innen eingezogen, dass die Spitze des Trichters etwas nach vorn sieht. Es ist mit seiner Peripherie in den Trommelfellring, Annulus tympanicus, eingefügt. Der Annulus tympanicus befindet sich dort, wo der Gehörgang gegen die Paukenhöhle steil abfällt, und springt sehr häufig ein Stückchen in die Paukenhöhle, seltener gegen den Gehörgang vor. Seine Continuität ist oben durch die Incisura Rivini unterbrochen. Auch bei den Thieren, bei welchen er nicht vorspringt, ist er kenntlich durch eine kreisartige Rinne, Sulcus tympanicus, im medialsten Theil des Gehörgangs. In diese Rinne ist das Trommelfell eingefalzt. Das Trommelfell besteht aus starren, zu einer Membran zusammengeführten Bindegewebsfasern, die radiär und circular verlaufen. Die Radiärfasern bilden die laterale Schicht und streben dem Hammergriff zu, mit welchem sie besonders an seiner Spitze fest verbunden sind. Diese Verbindungsstelle beginnt, wie der Hammergriff, an der Incisura Rivini und endigt, wie der

Hammergriff, in der Spitze des Trommelfelltrichters, dem Umbo. Die Verbindung von Trommelfell und Hammergriff befindet sich also etwa in einer transversalen Ebene und ist mehr oder minder in dieser Ebene senkrecht gestellt. Die Radiärfasern bilden die mediale Trommelfellschicht und lassen das Centrum des Trommelfells frei. Gegen die Peripherie zu verdicken sich Radiär- und Circulärfasern zum Annulus tendineus des Trommelfells. Er liegt im Sulcus tympanicus und ist fest mit ihm verwachsen, indem sowohl Radiär- wie Circulärfasern in das Periost des Annulus tympanicus übergehen. — Abweichungen von diesem allgemeinen Verhalten des Trommelfells sind nicht selten, doch nicht principieller Art. Sie sind von CUVIER zusammengestellt, aber irrelevant für die vorliegende Arbeit.

Das Trommelfell von *Phocaena* bildet ein unregelmässiges Querovale. Es ist ebenfalls trichterförmig eingezogen, jedoch derartig, dass der Umbo eine Linie bildet, welche horizontal gestellt ist. Das Trommelfell ist dick und undurchsichtig. Zu diesen unwesentlichen treten nun zwei fernere Veränderungen von so wesentlicher Art hinzu, dass wir sie eingehend besprechen müssen. Sie betreffen die Beziehungen des Trommelfells zum Annulus tympanicus und zum Hammergriff.

Dem Annulus tympanicus von *Phocaena* fehlt der typische Falz fast überall. Nur am Proc. medius (Fig. 12b, Strecke 2) und am Proc. posterior zunächst der Incisura Rivini (Strecke 6) ist ein Falz vorhanden. Doch ist er so unbedeutend, dass es den Eindruck macht, als sei der Knochen an dieser Stelle nur mit einer Nadel geritzt. An den übrigen Strecken tritt an die Stelle des Falzes ein scharfer Knochengrat, welcher in den Strecken 3 und 5 glattrandig, in den Strecken 1 und 4 aber gezackt ist. Von diesem so modificirten Annulus nimmt das Trommelfell seinen Ursprung, und zwar in einer Weise, wie sie der jeweiligen Configuration des Annulus entspricht, d. h. an der gefalzten Strecke 2 und 6 hat der Trommelfellrand einen, wenn auch schwachen, Annulus tendineus, an den glatten Strecken 3 und 5 ist er nicht verdickt und glatt oder sehr fein gezähnt, an den gezackten Strecken 1 und 4 hat er grobe Zacken, die von den Knochenzacken entspringen. Die Trommelfellzacken sind in Strecke 1 so gross (cf. Fig. 12c), dass hier geradezu zackige Defecte der bindegewebigen Grundlage des Trommelfells vorhanden sind, gedeckt natürlich innen von der Schleimhaut der Paukenhöhle, aussen von der Haut des Gehörgangs. Diese charakteristischen Zacken hat bereits BEAUREGARD gesehen.

Die Verbindung zwischen Trommelfell und Hammergriff-Rudiment wird, wie wir gesehen haben, durch eine spornartige Ausziehung des Trommelfells vermittelt. Der Sporn ist nach vorn innen gerichtet und horizontal gestellt. Er hat eine dorsale und ventrale Breitseite, sowie eine vordere und hintere Kante. Die vordere Kante steht etwas tiefer als die hintere. Der Sporn ist $4\frac{1}{2}$ —5 mm lang, $1\frac{1}{2}$ —2 mm im Mittel breit und $\frac{1}{2}$ mm dick. Er ist sehnig glänzend, und schon mit blossen Auge bemerkt man an ihm eine feine Längsstreifung, welche in eine radiäre Streifung des Trommelfells continuirlich übergeht. Das Mikroskop lässt an dem in Xylol aufgehellten Trommelfell diese Streifung noch deutlicher hervortreten und lehrt uns, dass alle Radiärfasern des Trommelfells auf den Sporn übergehen und dass diesem Umstand der durchaus solide Sporn seine Dicke und Starrheit verdankt, die weit über diejenige des eigentlichen Trommelfells hinausgeht. Auch die Circulärfasern, welche, mit Ausnahme der grossen Randzacken, das ganze Trommelfell medial bedecken, gehen auf den Sporn ziemlich weit hinauf. Alles in allem ist also der Sporn nichts weiter als das lang ausgezogene Centrum des Trommelfells, und Bezeichnungen für diesen Sporn als fleischeriger Auswuchs des Trommelfells (HUNTER, der Entdecker des Spornes, und HYRTL) oder Ligament des Trommelfells (HUXLEY, BEAUREGARD, DENKER) treffen nicht den Kern der Sache.

Die Ansatzlinie des Trommelfells resp. dessen Spornes am reducirten Manubrium mallei steht nun nicht, wie gewöhnlich, senkrecht, sondern beinahe wagerecht (Fig. 12c 2). Das heisst also: Das Centrum des Trommelfells ist nicht nur ausgezogen, sondern gleichzeitig auch gedreht worden. Die Drehung ist in der Richtung des Pfeiles erfolgt, wie er in Fig. 12c eingezeichnet ist. Die Drehung ist in der Weise vor sich gegangen, dass die ursprünglich dorsale Kante des Spornes eine stärkere Schwenkung machte als die ursprünglich ventrale. Das geht sehr deutlich aus der schaufelartigen Gestaltung der hintern Kante des Spornes bei seinem Uebergang auf das eigentliche Trommelfell hervor und aus der Krümmung der Radiärfasern, welche der Schaufelkrümmung entspricht. Beides zeigt ein Blick auf die dorsale Fläche des Spornes (Fig. 12c) ohne weiteres. Die Schaufel des Spornes reicht bis an die Peripherie des Trommelfells. Daher müssen die Circulärfasern sämmtlich die Höhe der Schaufel erklimmen und liegen hier, wo sie auf die grössere Fläche der Schaufel vertheilt sind, weiter von einander entfernt als an dem eigentlichen Trommelfell, wo sie dicht gedrängt neben einander liegen.

Durch die starke Ausziehung des Centrums des Trommelfells wurde ein erheblicher Zug auf seinen Ansatz am Annulus tympanicus ausgeübt. Er brachte den Sulcus tympanicus nicht nur in einem grossen Theil seines Verlaufs zum Verstreichen, sondern zog ihn sogar zu einem Knochenkamm aus, ganz ähnlich, wie ein starker Muskelzug seine Ansatzstelle am Knochen allmählich ebenfalls auszieht. Endlich aber lösten sich die Fasern des Trommelfells zum Theil aus ihrer Verbindung mit dem Annulus, und das musste natürlich hauptsächlich dort geschehen, wo zum Längszug durch das Abrücken des Trommelfells vom Hammer noch der Querszug durch die Drehung des Trommelfellsporns sich hinzugesellte, d. h. in der vordern Trommelfelhälfte (cf. Fig. 12c). Die hier haften gebliebenen Fasern aber zogen weiter am Knochenkamm des Annulus und erzeugten auf ihm noch besondere Knochenzacken.

So haben wir also gesehen, dass bei den Zahnwalen das Abrücken der lateralen Paukenhöhlenwand vom Hammer nicht nur zur Spornbildung des Trommelfells führt, sondern auch zur Umgestaltung des Annulus tympanicus und zur partiellen Lösung des Trommelfells von ihm. Bei den Bartenwalen, welche im Umbau ihrer Nase und ihres Rachens den Landsäugethieren noch viel näher stehen als die Zahnwale, im Umbau ihres Mittelohrs aber nach den vielen hierüber bekannten und mannigfach zerstreuten Beobachtungen sich eng an die Zahnwale anlehnen, ist nicht nur das Trommelfell in derselben Weise wie bei den Zahnwalen vom Hammer abgerückt, sondern hat sich auch noch blasenartig weit in den äussern Gehörgang vorgestülpt nach der Beobachtung von BUCHANAN, welche von BEAUREGARD bestätigt ist. Diese Ausbauchung des Trommelfells aber ist, wie die Spornbildung bei den Zahnwalen, aus akustischen Gründen erfolgt, wie wir später erfahren werden, doch ist sie die vollkommenere Einrichtung, und diese Umformung der Gestalt des Trommelfells scheint mir der einzige Punkt auf dem ganzen Gebiete der obern Luftwege und des Ohres zu sein, in welchem die Bartenwale in ihrer Anpassung an das Wasserleben den Zahnwalen voran sind.

Der Hammer.

Der Hammer besteht stets aus einem Kopf, welcher mit dem Ambos articulirt, und aus einem Griff, welcher mit dem Trommelfell in ganzer Länge verwachsen ist und von oben aussen nach unten innen verläuft. Diese Grundgestalt des Hammers erfährt nun bei den meisten Gattungen der Säugethiere einen weitem Ausbau, und dieser erreicht bei den

Feliden eine besondere Vollkommenheit: Beim Hammer des Löwen (cf. Fig. O die punktirten Linien), den wir als Paradigma eines vollkommen entwickelten Hammers wählen wollen, schiebt sich zwischen Kopf (1) und Griff (3) ein Hals (2) ein. Der Hals trifft, wie immer, den Griff in einem nach innen zu offenen stumpfen Winkel. Das obere Ende des Manubriums treibt zwei Fortsätze, einen nach aussen (3'), den sog. Proc. brevis, und einen nach innen (3''), den Proc. muscularis für den Ansatz des M. tensor tympani. Der Hals schickt einen Fortsatz nach vorn (2'), den Proc. longus, gracilis, Folianus oder Ravii. Er bildet eine sagittal gestellte dünne Knochenplatte und ist an seiner vordern Kante beim Löwen wie bei vielen andern Säugethieren das ganze Leben hindurch mit dem Tympanicum verwachsen.

Von ganz besonderm Interesse ist für uns die Richtung der Gelenkfläche des Hammers. Diese ist aus zwei Flächen zusammengesetzt, welche in einem stumpfen bis rechten Winkel zusammentreffen. Bei allen von mir auf diesen Punkt besonders untersuchten Säugethieren, dem Hund, Löwen, Seehund, Pferd und Rind, sah die eine Gelenkfläche nach hinten, die andere nach aussen und mehr oder minder nach oben. Wir können also diese Richtung der Gelenkflächen mit gewissem Recht als eine gesetzmässige betrachten, ohne zu behaupten, dass nicht Ausnahmen vorkommen können.

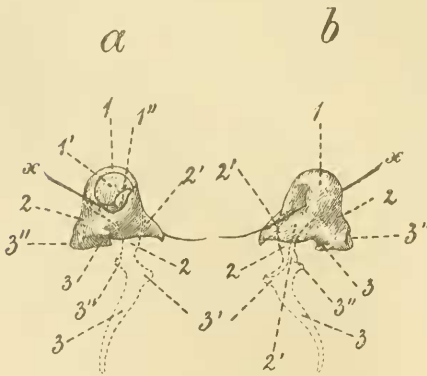


Fig. O. Rechter Hammer von *Phocaena*. a in der Ansicht von hinten, b in der Ansicht von vorn. 2 :-1. Es ist mittels punktirter Linien der rechte Hammer des Löwen in entsprechender Ansicht eingezeichnet, unter Benutzung des Hammerkopfs von *Phocaena*. 1 Caput mallei, 1' Articulatio post. cum incede, 1'' Articulatio interna cum incede, 2 Collum mallei, 2' Proc. longus seu Folianus, 3 Manubrium mallei, 3' Proc. brevis mallei, 3'' Proc. muscularis mallei (bei *Phocaena* statt dessen eine Grube), x Borste im Canaliculus pro chorda tympani.

Der Hammer der Wale nun, welcher sowohl bei den Zahnwalen als den Bartenwalen nach demselben Typus (HYRTL, DORAN) gebaut ist, unterscheidet sich sehr wesentlich von dem gewöhnlichen Verhalten. Als unangefochten kann es zunächst nur gelten, dass er einen Kopf hat, d. h. denjenigen Theil, welcher mit dem Ambos articulirt. Der Kopf muss uns deshalb als Ausgangspunkt unserer Betrachtungen dienen, und es ist zunächst nothwendig, festzustellen, dass er seine gewöhnliche, durch die Richtung der Gelenkflächen charakterisirte Lage beibehalten hat. Es blickt die grössere, mehr plane Gelenkfläche (1') direct nach hinten, nicht, wie CUVIER

meint, nach hinten und oben, die kleine, etwas convexe Fläche (1^u) nach innen und oben, und beide Gelenkflächen treffen sich in einem scharf eingeschnittenen rechten Winkel. Nach dieser Feststellung ist es nun möglich, den Hammer von *Phocaena* und *Felis leo* zum Vergleich in eine identische Lage zu bringen. Natürlich ist der Vergleich nur brauchbar, wenn man bei beiden Thieren den gleichseitigen Hammer nimmt, nicht aber, wenn man den ungleichseitigen (rechter Hammer vom Bartenwal, linker von der Katze) nimmt, ein Unglück, welches DORAN in fig. 13 und 14 seiner tab. 63 zustiess. In Fig. O ist nun der rechte Hammer eines Löwen in den rechten Hammer einer *Phocaena* eingezeichnet, in der Art, dass die ähnlich gestalteten Köpfe mit ihren gleich gestalteten Gelenkflächen sich decken. Dieses Bild soll der Mittelpunkt unserer fernern Betrachtungen sein.

Ist zunächst ein Hals vorhanden? Wohl unbestritten, ja. Denn zwischen dem Punkt, welcher sich durch seine Verbindung mit dem M. tensor tympani als homolog dem Proc. muscularis legitimirt (3^u), und dem Kopf (1) liegt eine ganze Strecke (2), welche also als Hals anzusprechen ist. Der Hals hat aber eine Verschiebung erfahren. Denn er verläuft vom Kopf aus nicht, wie gewöhnlich, nach unten und aussen, sondern nah unten und innen.

Vom Hals geht nun ein Fortsatz (2') aus. Dieser Fortsatz kann nur der Proc. Folianus sein. Denn einen andern Fortsatz, der vom Halse ausgeht, kennen wir nicht. Doch CAMPER und DENKER halten diesen Fortsatz für das Manubrium mallei. Zunächst ist das doch deshalb schon sehr unwahrscheinlich, weil das Manubrium stets mit dem Trommelfell in Beziehung steht, dieser Processus aber nicht. Dann aber giebt es noch einen weitem Beweis dafür, dass dieser Processus der Proc. Folianus ist. Er ist nämlich mit der Paukenwand verwachsen, und zwar mit einer Grube in der Paukenwand (cf. Fig. 10 2), welche die Glaserspalte ist, weil durch sie auch die Chorda tympani, wie wir später sehen werden, hindurchtritt. Die Verbindung des Hammerhalses aber mit der Glaserspalte ist eben der Proc. Folianus. DENKER sah bei *Phocaena* noch einen zweiten Fortsatz des Hammers in knöcherner Verbindung mit dem Tympanicum treten und hält diesen für den Proc. Folianus. Während er den ersten Fortsatz abbildet, fehlt leider die Abbildung dieses zweiten. Ich kann somit nicht sagen, was DENKER unter diesem Fortsatz versteht, kann aber versichern, dass eine zweifache Verbindung des Hammers mit der Paukenwand nicht existirt. — Es wird nun von allen Autoren als grosse Merkwürdigkeit beschrieben, dass bei den Walen der Proc. Folianus mit der

Glaserspalte verwachsen sei. Das ist aber durchaus nicht merkwürdig. Zunächst ist er beim neugeborenen Menschen wenigstens immer (HYRTL) mit der Glaserspalte verwachsen. Beim Menschen aber (SCHWALBE) und bei vielen Säugethieren wird er später resorbirt, so dass die Verbindung mit der Glaserspalte fortfällt. Bei andern Thiergattungen hingegen bleibt die Verbindung das ganze Leben hindurch bestehen. HYRTL nennt als solche die Affen, die Raubthiere und die Insectenfresser, irrtümlich aber auch den Menschen. Ich hatte nun Gelegenheit, mir diese Verbindung beim Löwen und Igel genau anzusehen. Sie besteht hier wirklich als knöcherne Verwachsung. Die Thatsache der knöchernen Verwachsung des Proc. Folianus der Wale mit der Glaserspalte hat an und für sich also gar nichts Aussergewöhnliches an sich. Das Aussergewöhnliche liegt vielmehr darin, dass, während bei den andern Thieren der zu einer äusserst dünnen und elastischen Lamelle zugespitzte Proc. Folianus federt, der Proc. Folianus bei den Walen wegen seiner Dicke nicht federt, dass also deshalb der Hammer hier unbeweglich ist. Die Starrheit ist eine so absolute, dass selbst bei starker Lupenvergrößerung und stärkerm Druck der Hammer unbeweglich erscheint, um schliesslich bei Verstärkung des Druckes plötzlich abzubrechen. — Ausser seiner Dicke hat der Proc. Folianus die merkwürdige Eigenschaft, zu einer nach oben offenen Halbrinne zusammengerollt zu sein. Diese Eigenschaft ist nebensächlich. Die dritte bisher nicht beachtete Eigenschaft, dass der Proc. Folianus nach aussen, nicht nach vorn zieht, ist weniger nebensächlich in so fern, als sie uns, wie erwähnt, mit den Beweis für das Abrücken der lateralen Paukenwand nach aussen liefert. — Bei *Phocaena* ist nur die Spitze des Proc. Folianus mit der Glaserspalte verwachsen, bei *Delphinus delphis* aber seine ganze vordere Kante.

Als dritter und letzter Bestandtheil des Hammers bei *Phocaena* bleibt uns das Manubrium mit seinen beiden Fortsätzen zu untersuchen. Wir haben natürlich das Manubrium an der Stelle zu suchen, wo sich der Trommelfellsporn an den Hammer ansetzt. Diese Stelle ist bei *Phocaena* constant durch einen kurzen, feinen, horizontal gestellten Falz an der Aussenseite des Hammers gekennzeichnet, welchen DENKER zuerst und allein beschrieb. Bei *Phocaena*, und wahrscheinlich ist das bei den andern Zahnwalen ebenso, liegt nun der Falz auf der Kuppe eines meist ganz niedrigen Tuberculums. In diesem Falle muss man also das Tuberculum für das Rudiment des Manubriums halten und das Vorhandensein eines Manubriums bejahen. Seltner fehlt aber ein Tuber-

culum, und in diesem Fall muss man das Vorhandensein verneinen, wie es seitens CUVIER's und BEAUREGARD's geschieht. Noch seltner aber findet sich statt des Tuberculums ein wirklicher, wenn auch winziger, Processus. Das fand ich bei sämtlichen Phocänen, welche mir zur Verfügung standen nur 2mal, und der markanteste Fall ist in Fig. O abgebildet (3). Er nähert sich dem Manubrium des *Monodon* (DORAN), und dieser bildet wieder den Uebergang zu dem grössern (HYRTL, DORAN) Rudiment des Manubriums bei den Bartenwalen. Wir haben also als erste Thatsache zu registriren, dass ein kleines Rudiment des Manubriums bei *Phocaena* meist vorhanden ist. Es folgt die zweite Thatsache, dass dieses Rudiment gedreht ist, und zwar in zwiefacher Richtung: 1) sieht das Rudiment, vom Halse aus gerechnet, entsprechend der horizontalen Stellung des Trommelfellsporns nicht nach unten, sondern nach aussen, und 2) ist die Ansatzlinie des Trommelfellsporns entsprechend der Drehung desselben keine verticale, sondern eine horizontale, was beim Trommelfell ja beides erwähnt wurde.

Es folgt die Frage nach dem Proc. brevis. HYRTL ist zur Annahme geneigt, dass das Tuberculum an der Aussenfläche des Hammers als Proc. brevis anzusehen sei, dass also das eigentliche Manubrium ganz fehle. Das wäre ja nicht unmöglich. Allein die Thatsache, dass sämtliche Radiärfasern des Trommelfells sich an das Tuberculum ansetzen, lässt es als sicher erscheinen, dass das Tuberculum den Rest des ganzen Manubriums repräsentirt. Und wo ist an dem rudimentären Manubrium nun der Proc. brevis zu suchen? An dem hintern Ende der nach aussen sehenden Ansatzlinie des Trommelfells am Manubrium, während das dem Centrum des Trommelfells entsprechende Ende des Hammergriffs an das entgegengesetzte Ende der Ansatzlinie zu verlegen ist. Das geht klar und deutlich aus dem Vergleich der Fig. 12 c und Fig. O a hervor. — Der Proc. muscularis fehlt bei *Phocaena* endlich. Dagegen findet sich an der nach innen gerichteten Spitze des Halses eine kleine rundliche Vertiefung (Fig. O 3''), in welcher sich der Tensor tympani mit seiner spitz zulaufenden Sehne ansetzt. Bei *Phocaena* fand ich die Grube ausnahmslos, an einem Hammer von *Delphinus delphis* dagegen sah ich statt der Grube einen winzigen Processus. Endlich mag noch der Umstand Erwähnung finden, dass der Hammer der Befestigungsbänder mit dem Tympanicum vollkommen entbehrt.

Beim Embryo von 7,1 cm finden wir im Sagittalschnitt (Fig. P) den Hammergriff (3_m) knorpelig gut präformirt. Auf-

fallend ist seine Richtung nach hinten, die in den weiter lateral gelegenen Schnitten sogar in eine solche nach hinten oben übergeht. Denn beim Schafsembryo von 6,4 cm finde ich den Hammergriff nach unten gerichtet, ebenso in der Abbildung des Plattenmodells, welche HERTWIG vom 8 cm langen menschlichen Embryo giebt. Mit der fortschreitenden Reducirung ändert aber

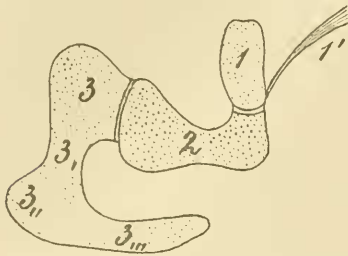


Fig. P. Sagittalschnitt durch die Gehörknöchelchenkette eines 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryos. 20:1. 1 Stapes, 1' M. stapedius, 2 Incus, 3 Caput mallei, 3' Collum mallei, 3'' Verbindung mit dem MECKEL'schen Knorpel, 3''' Manubrium mallei, nach hinten gerichtet.

der embryonale Hammergriff seine nach hinten gehende Richtung in eine solche nach vorn um, wie das aus der Betrachtung des Schlussresultats der Drehung des Hammergriffs resp. des Trommelfellsorns in Fig. O resp. in Fig. 12 hervorgeht.

Der *M. tensor tympani* (Fig. 10 5) ist ein 0,7—0,8 mm langer und 0,1—0,15 mm breiter Muskel. Er entspringt von der ventralen Fläche der Felsenbeispitze und zieht in einer mehr oder minder tief eingegrabenen Rinne (cf. Fig. 11) des Proc. ant. petrosi

zwischen Promontorium und Proc. tubarius tympanici nach hinten zu jenem Grübchen am Hammer, wo er sich bei jüngern Individuen muskulös, bei ältern sehnig ansetzt. Sein Nerv, vom 3. Ast des Trigemini, ist nicht schwer darstellbar, und seine Arterienästchen, 2—3 an der Zahl, stammen aus dem arteriellen Wundernetz, welches im Corpus cavernosum pterygoideum enthalten ist, und sind die einzigen Gefässe der Paukenhöhle, welche sich tadellos injiciren liessen. Auffallend ist es, dass sich weder an dem frischen noch an dem conservirten Muskel Spuren von Degeneration nachweisen lassen, obwohl der Muskel bei der starren Befestigung des Hammers functionslos ist. Diese Eigenschaft theilt er mit allen phylogenetisch functionslos gewordenen Muskeln, z. B. den äussern Ohrmuskeln des Menschen. — Es wäre nun nicht nöthig gewesen, diesen Muskel so genau zu beschreiben, wenn nicht ein eigenes Missgeschick über ihm waltete. Denn nach CUVIER „scheint“ der Muskel bei *Phocaena* zu fehlen, nach DENKER fehlt er bei *Phocaena*, nach BEAUREGARD ist er bei *Delphinus delphis* nicht vorhanden. Bei diesem Zahnwal ist er aber gerade so gut vorhanden wie bei *Phocaena*, wovon ich mich an einem alten Spirituspräparat unserer Sammlung überzeugen konnte, ja er inserirte hier sogar an einem winzigen Proc. muscularis des Hammers.

Die *Chorda tympani* steht beim Zahnwal in so enger Beziehung zum Hammer, dass sie zweckmässig mit dem Hammer besprochen wird. Sie durchbohrt nämlich den Hammerkopf. Der enge *Canaliculus pro chorda tympani* des Hammerkopfes beginnt an seiner hintern Seite dicht unterhalb der Gelenkfläche, durchsetzt den Hammerkopf von hinten nach vorn und endigt in jener Höhlung an der Vorderfläche des Hammers, in welche die Hohlrinne des *Proc. Folianus* gegen den Kopf zu ausläuft. In Fig. O befindet sich eine Borste (*x*) in dem Canälchen. Dass nun der Hammergriff bei den Walen durchbohrt sei, das fiel einzig und allein RAPP auf, jenem anspruchslosen, aber scharfen Beobachter und nüchternen Beurtheiler, welcher mit grossem Unrecht lediglich als geschickter Compiler angesehen wird. Denn er hat an jenem kleinen, ihm zur Verfügung stehenden Material jeden Falls vieles gesehen, was andere vor ihm nicht gesehen hatten, und benutzt im Uebrigen die Literatur in sehr gründlicher, aber absolut legaler Weise. Dass aber die *Chorda tympani* durch den Canal hindurchziehe, das ist bisher unbekannt. — Die *Chorda* verlässt den *Facialis* bei seinem Austritt aus der Paukenhöhle, durchsetzt nach vorn den *Proc. tympanici post.*, erscheint auf dessen Paukenhöhlenfläche wieder, verläuft in einer Schleimhautfalte zu jenem Eingang in den *Canaliculus mallei* und ist von jetzt ab unsern Blicken entschwunden. Doch das Mikroskop trifft sie im Hammergriff wieder (Fig. R a 4) und dann in der dorsalwärts offenen Halbrinne des *Proc. Folianus*, welche sie zur Glaserspalte geleitet, die für ihren Durchtritt ein Löchelchen besitzt. — Eine Durchbohrung des Hammerkopfes seitens der *Chorda tympani* kommt bei keinem andern Säugethier vor, wohl aber eine Durchbohrung des *Proc. Folianus* beim Igel (HYRTL) und bei andern Insectivoren (DORAN). Im *Proc. Folianus* des Igels, welcher enorm gross ist, findet sich auch thatsächlich ein ovales Loch. Dagegen verläuft die *Chorda*, wie ich mich überzeugte, beim Seehund nicht, wie HYRTL vermuthete, durch einen Spalt, welcher sich zwischen der eigentlichen Hammer-Ambos-Articulation und einer unter ihr befindlichen, den Robben eigenthümlichen zweiten kleinern Articulation zwischen Hammer und Ambos vorfindet. — Weshalb nun die *Chorda* beim Wal ihren Verlauf durch den Hammerkopf nimmt, ist nicht sicher zu sagen, wahrscheinlich thut sie es aber deshalb, weil der Weg durch den Hammerkopf der directeste zwischen Austrittsstelle der *Chorda* aus dem *Proc. tympanici post.* und Eintrittsstelle in die lateralwärts abgerückte Glaserspalte ist. Es muss die Abrückung der Glaserspalte aber schon in früher Zeit, vor vollendeter Verknöcherung

des Hammerkopfes vor sich gehen. Eine genauere Zeitbestimmung dieses Processes kann ich nun Mangels entsprechenden Materials nicht geben, sie liegt aber zwischen dem Entwicklungsstadium, in welchem der 7,1 cm und der 68,0 cm lange *Phocaena*-Embryo sich befindet. Denn bei jenem ist das Tympanicum noch nicht angelegt, und der noch knorpelige Hammer ist von der bereits nachweisbaren Chorda noch nicht durchbohrt, in diesem Stadium aber ist die Entwicklung der Paukenhöhle in ihrer ganzen Eigenart bereits vollendet. — Die Chorda tympani des Wales ist ausserordentlich dünn, viel dünner als beim Menschen, beim Seehund, Schaf, Rind und beim Pferd, bei welchen ich sie zum Vergleich aufsuchte. Sie steht an der Grenze der Präparirbarkeit, und diesem Umstand ist es auch wohl zuzuschreiben, dass ihr abnormer Verlauf bisher unbekannt blieb. Weshalb aber die Chorda beim Wal so dünn ist, lässt sich wohl vermuthen: Ausser sensiblen Fasern führt die Chorda ja Geschmacksfasern der Zunge und Secretionsfasern den Speicheldrüsen zu. Der Geschmackssinn ist aber bei den Walen in Anbetracht der absoluten Glattheit der Zungenoberfläche offenbar nur sehr schwach entwickelt, und die Speicheldrüsen fehlen bekanntlich dem Wale ganz. Beides aber muss zu einer Reduction der in der Chorda verlaufenden Nervenfasern, also auch zu einer Verdünnung der ganzen Chorda führen.

Es beschäftigt uns schliesslich noch die Frage, aus welchem Grunde denn das Manubrium mallei rudimentär wurde, und wir werden später erfahren, dass das Motiv ein akustisches ist.

Der Ambos und der Steigbügel.

Der Ambos (Fig. Q a) ist klein im Vergleich zum Hammer. Er hat, wie immer, einen Körper (1) zur Verbindung mit dem Hammer,

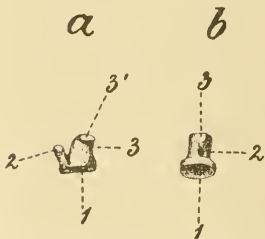


Fig. Q. a Rechter Ambos von *Phocaena*, von innen gesehen. 2: 1. 1 Corpus incudis mit der Articulationsfläche für den Hammer, 2 Proc. brevis, 3 Proc. longus, 3' Gelenkfläche für den Stapes. b Rechter Steigbügel von *Phocaena*, von hinten gesehen. 1 Basis stapedis, 2 Spatium intercrurale, 3 Capitulum mit einem Tuberculum für den Ansatz des M. stapedius.

einen kurzen Fortsatz (2) zur Verbindung mit dem Tympanicum und einen langen Fortsatz (3) zur Verbindung mit dem Steigbügel. Die Gelenkflächen am Corpus passen genau auf die Gelenkflächen des

Hammers und sind dem entsprechend configuriert. Der kurze Fortsatz ist auffallend dünn und viel dünner als der lange, der auffallend dick ist. Das Dickenverhältniss, in welchem die beiden Schenkel zu einander stehen, ist also umgekehrt wie bei den Landsäugethieren. Die Erklärung wird uns die Physiologie geben. Beide Fortsätze stehen in einem etwas spitzen Winkel zu einander. Die Situation des Ambosses lässt sich mühelos übersehen, wenn man durch den Hiatus epitympanicus reflectirtes Licht in den Recessus epitympanicus wirft. Man sieht dann den kurzen Schenkel nach hinten und oben, den langen nach hinten und unten gerichtet. Die Befestigungsstelle des kurzen Fortsatzes am Tympanicum befindet sich in einem Grübchen (Fig. 11 10), welches an der innern Wand des Hiatus epitympanicus gelegen ist, und zwar oberhalb der Halbrinne des Facialis, gegenüber der Fenestra ovalis. Das ist genau dieselbe Stelle, an welcher sich auch bei den übrigen Säugethieren nach HAGENBACH der Incus an das Perioticum befestigt. Die Befestigung geschieht, wie immer, mittels eines, aber sehr schwachen, Ligaments. Der lange Fortsatz trägt an seiner Spitze die Gelenkfläche für den Stapes. Die Spitze des Fortsatzes ist, wie immer, rechtwinklig nach innen abgebogen, ist jedoch nicht gegen den übrigen Fortsatz als Sylvisches Knöchelchen eingeschnürt. Ein derartiges Verhalten findet sich nur noch bei *Elephas*, *Hippopotamus*, *Trichechus* und *Manis* (HYRTL).

Der Steigbügel (Fig. Q b) besteht ebenfalls, wie immer, aus einer Fussplatte (1), zwei Schenkeln, einem obern und einem untern, und einem Köpfchen (3). Die Fussplatte ist nicht oval, sondern fast rund und an der dem Vorhof zugewandten Fläche concav. Die Schenkel sind, wie bei allen Cetaceen, äusserst dick und plump. Das Spatium intercrurale (2) ist in Folge dessen sehr eng. Es lässt beim jungen Thier eine Nadelspitze durch und wird später enger. Mit fortschreitendem Alter scheint die Oeffnung vollkommen zuwachsen zu können, wie es RAPP, HYRTL und DORAN beim Narwal und bei andern Zahnwalen fanden. Am Köpfchen befindet sich die Articulation mit dem langen Ambossschenkel sowie ein Tuberculum für den Ansatz des M. stapedius. Der Stapedius (Fig. 10 16) nimmt seinen Ursprung von der hintern Umrandung des runden Fensters, ist kräftig und entbehrt, wie der Tensor tympani, etwaiger Degenerationszeichen vollkommen.

Das Hammer-Ambossgelenk (Fig. R a) ist beim 7,1 cm langen Embryo (Fig. P) noch als durchgehender Gelenkspalt zu erkennen. Beim 68 cm langen Embryo aber ist bereits der Spalt zum grössten Theil geschwunden, und beim ausgetragenen Thier (Fig. R a)

sieht man ihn nur noch hier und da. Die grösste Strecke der Gelenkflächen aber ist knorpelig mit einander verwachsen, und man muss daher von einer *Synchondrose* des Hammers und Ambosses sprechen. Es fehlt dabei jeder Reizzustand sowohl im Knorpel wie im umgebenen Knochen. Der Knorpel selbst ist im Innern des Gelenks nicht verdickt, denn er weist hier nur eine 6—8fache Schichtung der Knorpelzellen auf. Dagegen ist er an der Peripherie des Gelenks deutlich verdickt. — Eine Verwachsung des Hammer-Ambossgelenks kommt bei andern Säugethieren nicht vor, dagegen unterbleibt bei den Nagehieren die embryonale Abtrennung des Ambosses vom Hammer, welche ja beide Theile des MECKEL'schen Knorpels sind, und Hammer und Amboss bilden ein kontinuierliches Knochenstück.

Fig. R a.

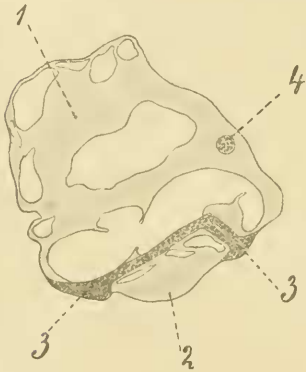


Fig. R b.

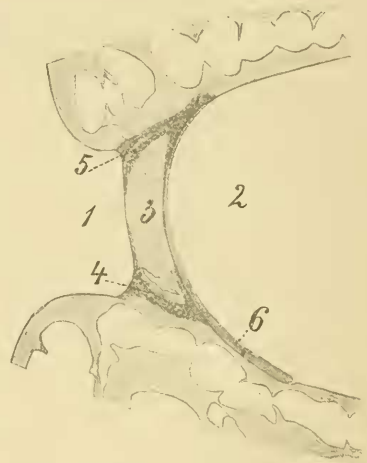


Fig. R. a Schnitt durch das Hammer-Ambossgelenk von *Phocaena*, Länge des Thieres 125 cm. 20 : 1. 1 Hammer, 2 Amboss, 3 Hammer-Amboss-Gelenknorpel, 4 Chorda tympani. b Frontalschnitt durch die Steigbügel-Vorhofs-Verbindung, seitlich von den Steigbügelchenkeln geführt. Länge des Thieres 116 cm. 30 : 1. 1 Nische des ovalen Fensters, 2 Vestibulum, 3 Stapesplatte, 4 obere Verbindung (Synchondrose) zwischen Steigbügelplatte und Fenstermitte, 5 untere Verbindung desgl., das Lgt. annulare ist hier noch zum Theil erhalten, 6 hyaline Masse, der Steigbügelplatte innen aufliegend. NB. Die Hohlräume in der Knochensubstanz sind Kunstprodukte, entstanden durch übermässige starke Gasentwicklung beim Entkalken.

Das Amboss-Steigbügelgelenk ist ebenfalls durch Synchondrose ankylosirt. Der Knorpel bietet nichts Besonderes. Das Gelenkband aber ist erheblich verstärkt, wodurch diese an und für sich schwächste Stelle der Gehörknöchelchenkette gefestigt wird. Unter das Mikroskop bekam ich das Gelenk nur zerrissen, da es mir nicht möglich war, es unversehrt aus der festen Kette der Knöchelchen

herauszunehmen. Von seiner Unbeweglichkeit muss man sich daher in situ überzeugen, und auch das gelingt nicht so ohne weiteres, wenn man die Bulla öffnet. Denn häufig bricht bei der Unberechenbarkeit der Sprünge, die beim Aufbrechen in der Bulla entstehen, die letztere so, dass das Gelenk gesprengt wird. Wenn man hingegen durch den hintern weiten Spalt in die unverletzte Bulla hineinblickt, so übersieht man das Gelenk leicht und kann sich von seiner festen Fügung überzeugen.

Die Steigbügel-Vorhofs-Verbindung (Fig. R. b) ist ebenfalls erheblich verändert. Der Steigbügel sitzt vollkommen unbeweglich im ovalen Fenster, und das schon beim 68 cm langen Embryo, denn selbst bei Lupenvergrößerung betrachtet, vermag man weder am Köpfchen des Steigbügels vermittlels einer Nadel eine Bewegung hervorzubringen noch eine solche bei der gleichen Manipulation an einem Wassertropfen zu constatiren, welchen man in das runde Fenster nach Entfernung der Fenstermembran eingebracht hat. Es sind hier also dieselben makroskopischen Voraussetzungen erfüllt, aus denen man an der menschlichen Leiche die (pathologische) Stapes-Ankylose diagnostiziert. Nur lässt sich beim Wal die Nichtbewegung des Labyrinthwassers nicht wie beim Menschen an den eröffneten Halbcirkelcanälen nachweisen, denn diese sind beim Wal sehr schwer auffindbar und äusserst eng (cf. Labyrinth). Dagegen gelang es mir stets, den Steigbügel bald leichter, bald schwerer mittels einer Pinzette aus dem ovalen Fenster zu entfernen. Es geschah das jedes Mal unter einem Ruck und unter glatter Trennung des Randes der Steigbügelplatte aus dem ovalen Fenster. Indess gelingt es nie, wie bei den Landsäugethieren, den Steigbügel in das Vestibulum hineinzudrücken, und zwar deswegen nicht, weil der Stapes sich auf die gegen das ovale Fenster vorspringende Spindel des Vestibulums stützt (cf. Fig. Z a 2). — Die mikroskopische Untersuchung ergibt bei einem 116 cm langen Thier Folgendes: Das Lgt. annulare ist nur an der untern Umrandung des Fensters noch gut abgegrenzt. Die radiäre Anordnung seiner Fasern ist noch deutlich zu erkennen, jedoch ist das Ligamentum wenig durchsichtig und sehr schmal. An der obern Umrandung indess ist es nur noch stellenweise angedeutet, im Uebrigen aber haben die Knorpelzellen, welche den Rand der Stapesplatte und das ovale Fenster bedecken, das Lgt. annulare vollständig durchsetzt und gehen in einander über. Es besteht also an diesen Stellen, wie am Hammer-Amboss-Gelenk, eine Synchronrose.

Wahrscheinlich ist bei grössern Exemplaren von *Phocaena* die Synchronrose eine allgemeine, ja, es ist sogar wahrscheinlich, dass sie

in eine Synostose übergeht. Denn HYRTL, der Entdecker der Stapes-Ankylose beim Wal, sagt: „Der Stapes eines Narwal, dessen Schläfenbein, um seinen Thran zu verseifen, in Aetzkallilauge gesotten wurde, stand nach stundenlangem Kochen fest und widerstand allen Versuchen, ihn mit Gewalt aus dem ovalen Fenster zu heben. Ebenso *Delphinus albicans*. Selbst bei den kleinen Arten (*Delphinus phocaena* und *tursio*) hält zuweilen der Stapes bei alten Exemplaren so fest, dass er lieber bricht, als weicht.“ DENKER indess leugnet überhaupt die Stapes-Ankylose beim Wal, indem er ausführt: „Die Ansicht, dass der Stapes bei den Walthieren im Vorhofsfenster ankylosirt sei, konnte ich bei keinem der mir vorliegenden Präparate bestätigen; ohne besondere Mühe konnte ich das Knöchelchen bei sämtlichen Schläfenbeinen (es wurden 3 Schädel von *Phocaena* untersucht) aus der Nische der Fenestra vestibuli herausziehen.“ DENKER scheint hiermit doch wohl nur ausdrücken zu wollen, dass er keine knöcherne Stapes-Ankylose constatiren konnte. Die Thatsache der Ankylose an sich muss also bestehen bleiben, und das ist sehr wichtig für die physiologischen Schlüsse, die wir später ziehen werden. — Eine Steigbügel-Ankylose kommt bei keinem andern Säugethier vor (HYRTL). Beim Menschen ist die pathologische Stapes-Ankylose ein nicht seltenes Vorkommniss.

Das Corpus cavernosum tympanicum.

Beim Vergleich des cavernösen Körpers vom 68 cm langen Embryo (3 Fig. 8, Taf. 13) mit demjenigen eines Thieres von mittlerer Grösse (3 Fig. 9, Taf. 13) fällt uns Folgendes auf: Der cavernöse Körper des Embryos füllt die Paukenhöhle zum grössten Theil aus, so dass nur der laterale Theil des Spornes des Trommelfells (4) sichtbar ist. Er ist ein länglich runder, praller Körper, und seine Oberfläche zeigt etwa das Bild von vielfach gewundenen Dünndarmschlingen. Der cavernöse Körper des grössern Thieres füllt die Paukenhöhle nur noch zum kleinsten Theil aus, so dass der Sporn des Trommelfells fast ganz sichtbar ist. Er ist ein plattenartiger, schlaffer Körper, und in seine Oberfläche schneiden unregelmässige Furchen ein. Injicirt man jedoch das Corpus cavernosum, was von der Jugularis aus leicht möglich ist, so schwillt es etwa um die Hälfte seines Umfangs an.

Denkt man sich in Fig. 9 die dicke innere Hälfte (5) der Bulla entfernt, so hat man die Ansicht, wie sie in Fig. T schematisch wiedergegeben ist. Man bemerkt, dass der cavernöse Körper der Bulla nur das Ende einer Gefässplatte (10) ist, welche durch die Fissura

tympano-periotica (Fig. A u. H zwischen 9 u. 10) die Paukenhöhle verlässt, um am Sinus petrosus inferior (Fig. A u. H 22) zu enden. In ihn münden die cavernösen Hohlräume des Körpers aus, wodurch der Boden des Sinus ein siebartig durchlöcherntes Aussehen gewinnt (7 Fig. 14, Taf. 13). Auch mit der Jugularis int. hängt der Körper mittels seiner hintern Kante ein kleines Stückchen weit zusammen, und in diesem Bezirk ist die Jugularis ebenfalls siebartig durchlöchernt. Endlich hat der Körper noch nach unten zu in die Vena pterygoidea (16 Fig. 3, Taf. 12) vermittels einiger kleiner Venen Abfluss.

Fig. S a.

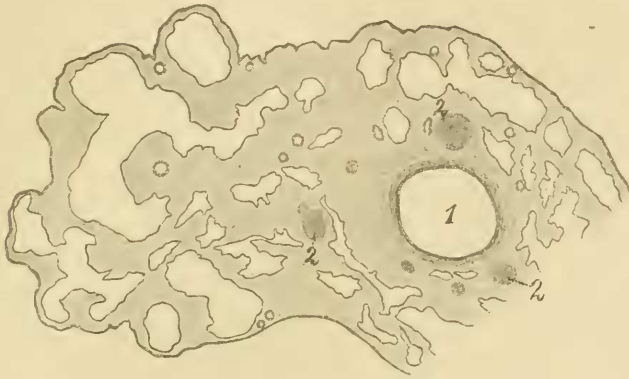


Fig. S b.



Fig. S. Corpus cavernosum tympanicum, Querschnitt durch die dickste Stelle. a Vom 68 cm langen Embryo von *Phocaena*. b Von einem Exemplar von 116 cm Länge. 8 : 1. 1 Carotis interna, 2 Plexus tympanicus.

Im Durchschnitt bemerkt man beim Embryo (Fig. S a) die zum Theil recht grossen Hohlräume von zartem Bindegewebe umhüllt: beim ältern Thier (Fig. S b) aber sind sie sehr viel kleiner, und das umhüllende Bindegewebe ist zu schmalen, aber festen Bindegewebsbalken zusammengeschrunpft.

Der Körper berührt die Gehörknöchelchenkette, an welcher er mittels Schleimhautfalten befestigt ist, nur in Rückenlage des Thieres; bei der gewöhnlichen Bauchlage aber hängt er der Schwere gemäss in die Bulla herab. In den meisten Fällen entsendet er einen besondern

gestielten Fortsatz zum runden Fenster, welches er bisweilen nur lose, bisweilen aber so fest ausfüllt, dass er, will man ihn zu Gesicht bekommen, quasi aus der Nische des Fensters entwickelt werden muss. In den seltenern Fällen, wo ein derartiger Fortsatz fehlt, ist aber die Nische ebenso vollkommen durch ihre stark verdickte Schleimhaut ausgefüllt. In jedem Falle also ist die Nische des runden Fensters verstopft.

Ein derartiger Körper ist nur bei den Walen bekannt und bei ihnen durch HUNTER entdeckt, der ihn in seinem Aussehen treffend mit dem Plexus choroideus der Hirnkammern vergleicht. In der Zwischenzeit hat er nur wenig Beachtung gefunden, und seine morphologische Bedeutung ist bis heute räthselhaft. Allein die Beziehung zur Carotis interna, welche, wie wir sogleich sehen werden, durch diesen Körper verläuft, gestattet es, ihn mit von RECTORŽIK beim Menschen entdeckten, die Carotis im Canalis caroticus umspinnenden cavernösen Gewebe zu homologisiren. Ob dieses auch bei Säugethieren bisher beschrieben ist, konnte ich nicht eruiren. Jedoch ist mit Sicherheit anzunehmen, dass es hier vorkommt, denn es hat dieselbe Aufgabe, wie sie diejenigen venösen Plexus ganz allgemein haben, welche die Knochen durchsetzenden Arterien begleiten, die Aufgabe, die pulsatorischen Excursionen der Arterien in Knochenkanälen zu ermöglichen. Natürlich ist seine physiologische Aufgabe beim Wal eine andere, sie ist eine akustische (s. Physiologie). BRESCHET hat übrigens beim Wal den Körper schon ganz richtig gedeutet, denn er sagt, dass bei diesem Thier eine Verlängerung des Sinus cavernosus der Dura in die Pauke eindringe. — Zum Schluss fragt es sich noch, weshalb der cavernöse Körper mit zunehmendem Alter nicht unerheblich schrumpft. Ich glaube, diese Schrumpfung ist die Folge der Dehnung, welche die Wurzel des Körpers durch die Senkung des Tympano-Perioticums (s. Fig. A) erleidet.

Die Arteria carotis interna.

Die Carotis int. (Fig. T 14) entspringt aus der Anonyma (12) als ein dickes Gefäß, welches an Umfang der Carotis ext. (15) nicht nachsteht. Sie verjüngt sich aber in ihrem oralwärts gerichteten Verlauf sehr bald und sehr stark und erreicht schon etwa 3 cm nach ihrem Ursprung die Dünne eines Fadens (ca. 0,15 mm). In diesem Zustand dringt sie in die Incisura basi-paroccipitalis (9) ein, in welcher sie das oberflächlichste aller der Gebilde ist, welche diese Incisur passiren. Sie steigt am vordern Ende der Incisur etwas dorsalwärts, was in der

Figur nicht zu sehen ist, und wendet sich dann etwas nach aussen, um das Perioticum (4) unterhalb des runden Fensters zu erreichen, an dessen Umrandung sie durch einige fibröse Stränge befestigt ist. Das Stück vom vordern Rande der Incisur bis zum runden Fenster verläuft frei durch den peribullären Luftraum zwischen Proc. paroccipitalis (1), Proc. basioccipitalis (2) und Perioticum (4), gleichsam als Stiel (hinterer Stiel) des Corpus cavernosum tympanicum, und ist durch seine saitenartig straffe Spannung ausgezeichnet. Die laterale Abweichung dieses Stückes und seine straffe Spannung ist offenbar herbeigeführt durch das früher bereits besprochene laterale Abrücken des Tympano-Perioticums vom übrigen Schädel. An der Fenestra rotunda betritt die Carotis die Paukenhöhle und verläuft, in vielfachen leichten Schängelungen über das Promontorium hinweg und ihm

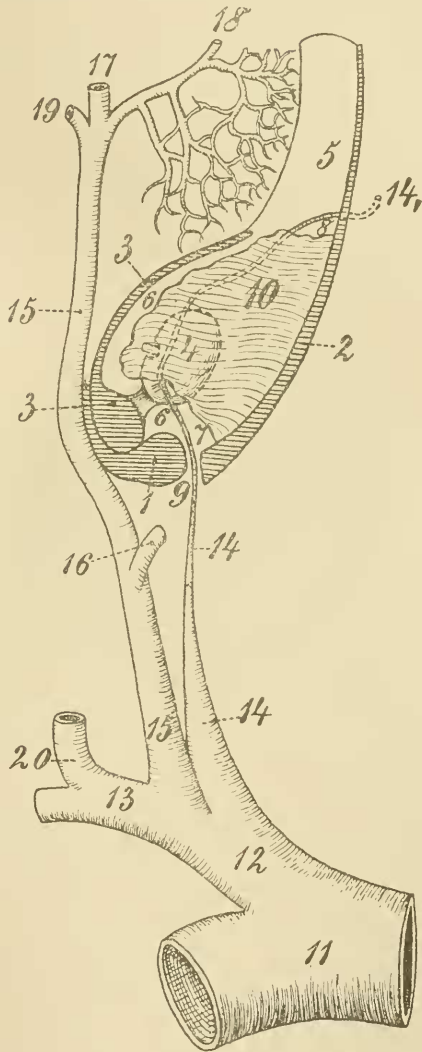


Fig. T. Verlauf der Carotis interna. Rechte Seite. Ansicht von unten. Länge des Thieres (*Phocaena*) 116 cm. Natürliche Grösse. 1 Proc. paroccipitalis, 2 Proc. basioccipitalis, 3 Tympanicum, 4 Perioticum, 5 Vestibulum pneumaticum, 6 Cavum tympani, 7 hinterer Eingang in den Sinus pneum. peripetrosus, 8 vorderer Eingang desgl., 9 Incisura basi-paroccipitalis, 10 Corpus cavernosum tympanicum, 11 Arcus aortae, 12 Art. anonyma, 13 Art. subclavia, 14 Art. carotis int., 14' Canalis caroticus der Schädelbasis, 15 Art. carotis ext., 16 Art. maxillaris ext., 17 Art. maxillaris int., 18 Art. pterygoideo-palatina (palatina descendens), 19 Art. temporalis prof., 20 Art. occipitalis.

dicht anliegend (s. Fig. A), von hinten nach vorn durch dieselbe, und zwar mitten durch das Corpus cavernosum tympanicum hindurch. Diese Strecke ist gegen den hintern Stiel scharf abgeknickt und nicht mehr

straff gespannt. Am vordern Ende der Bulla verlässt die Carotis das Corpus cavernosum und die Paukenhöhle und wendet sich dann nach innen dem Canalis caroticus zu, in welchem sie zur Schädelhöhle emporzieht. Das Stück von dem vordern Rande der Bulla bis zum Canalis caroticus springt in das Vestibulum pneumaticum (Fig. T 5) vor, man kann es daher den vordern Stiel des Corpus cavernosum nennen (Fig. 8 u. 9 3'). Er unterscheidet sich vom hintern Stiel durch seine geringe Spannung und dadurch, dass er nicht allseitig frei ist. — Beim Embryo von 68 cm ist von einer Verengung der Carotis noch keine Rede, es fehlt auch der hintere Stiel, weil noch keine Abrückung des Tympano-Perioticums erfolgt ist, und die Carotis verläuft in einem gleichmässig und leicht gekrümmten Bogen durch die Pauke.

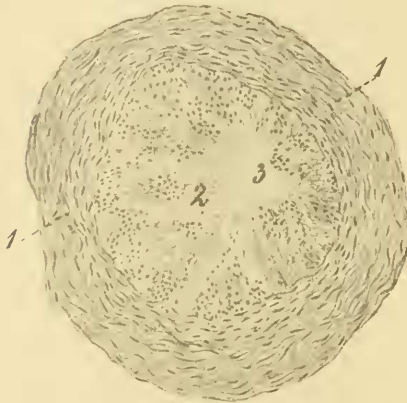


Fig. U. Schnitt durch die Carotis int. im vordern Abschnitt der Paukenhöhle. 116 cm lange *Phocaena*. 75 : 1. 1 Media, 2 Intima, 3 Lumen.

Der Querschnitt (Fig. S b 1 u. U) ergibt, dass die Adventitia, Media (Fig. U 1) und Intima (Fig. U 2) stark verdickt ist. Die Verdickung der Intima hat die Andeutung einer zapfenförmigen Anordnung, und in den centralen Partien sind die Kerne nicht mehr färbbar. Die elastische Haut zwischen Media und Intima ist geschwunden. Innerhalb des Corpus cavernosum tympanicum war bei dem 116 cm langen Thier (Fig. S b) noch ein grösseres Lumen vorhanden, im vordern Stiel (Fig. U) war das Lumen nur noch spaltförmig und

fehlte im Canalis caroticus vollkommen. Wir haben es also mit einer Obliteration der Carotis zu thun, welche bei dem 116 cm langen Thier cerebralwärts bereits vollendet ist, während sie cordalwärts der Vollendung nahe ist. — Diese Verdünnung der Carotis fand sich bei allen Thieren mit Ausnahme des 68 cm langen Embryos, und zwar war die Carotis bei den ältern Thieren dünner als bei den jüngern. Beim 68 cm langen Embryo aber ist das Lumen noch weit, und die 3 Schichten der Carotis sind, wie aus dem Vergleich mit der Carotis ext. hervorging, noch nicht verdickt. Nur die elastische Haut zwischen Media und Intima zeigt eine auffallende Stärke (s. Fig. S a, der schwarze Saum nach aussen von der Intima). Auch die Vasa vasorum und die

Arterien im Corpus cavernosum sind noch weit, beim 116 cm langen Thier aber sind beide ebenfalls obliterirt.

Sowohl RAPP wie STANNIUS sprechen von der Carotis interna der Zahnwale, allein die beiden merkwürdigen Facta, dass sie durch die Paukenhöhle geht und sich zur Dicke eines Fadens verjüngt, sind von keinem der sonst so gründlichen Autoren erwähnt. Daraus kann man schliessen, dass das Gefäss, welches sie als Carotis interna angesehen haben, nicht die Carotis interna gewesen ist, welche sich als Carotis interna dadurch legitimirt, dass sie aus der Art. anonyma kommt und durch den Canalis caroticus in die Schädelhöhle zieht. Der Erste und bisher Einzige, welcher die Carotis int. durch die Paukenhöhle ziehen sah, war BEAUREGARD. Er hat offenbar ein sehr junges Thier (*Delphinus delphis*) vor sich gehabt, denn er hebt die Verdünnung der Carotis nicht besonders hervor, deutet sie indess, und zwar erst in der Paukenhöhle, in seiner allerdings sehr primitiven Zeichnung an. Die übrigen Autoren erwähnen resp. zeichnen die Carotis int. nur bis zur Incisura basi-paroccipitalis, BARKOW (bei *Phocaena*, erwachsenes Thier) ohne jegliche Verjüngung und TURNER (bei *Globiocephalus*) mit ganz leichter Verjüngung nahe der Incisur. MURIE indess fiel die Verjüngung mehr in die Augen, denn er sagt von der Zeichnung TURNER's, dass sie die Verjüngung nicht genügend wiedergebe. — Die Thatsache der Verjüngung der Carotis bis zur Obliteration ist also neu. Dass die wirklichen Verhältnisse bisher nicht vollkommen aufgedeckt wurden, liegt an der schwierigen Präparation der verdünnten Strecke. Die Schwierigkeit erreicht in der Incisur ihren Höhepunkt, denn hier ist die Carotis mit dem die Incisur ausfüllenden schwartigen Bindegewebe innig verwachsen. Nur die Ueberzeugung, welche mir der Embryo verschaffte, dass die Carotis auch beim ältern Thier den Verlauf durch die Paukenhöhle nehmen müsse, liess mich nicht ermüden, die Darstellung derselben immer wieder zu versuchen, aber ein namentlich in der Incisur einwandfreies Präparat erhielt ich schliesslich nur ein Mal. Erwähnen möchte ich noch, dass DENKER, welchem ich auf der Versammlung der Deutschen Otologen in Breslau im Jahre 1901 das Corpus cavernosum im Schnitt zeigte, die Vermuthung aussprach, dass es sich um die obliterirte Art. stapedia handle. Ich konnte dem damals nicht widersprechen, weil ich die Wahrheit noch nicht kannte. Auch in seiner kürzlich erschienenen Arbeit über *Phocaena* hält DENKER diese Vermuthung noch aufrecht. Eine Art. stapedia hat aber *Phocaena* gar nicht, denn im Spatium

intercrurale des Stapes befindet sich kein Gefäss, wovon ich mich mit dem Mikroskop überzeugte.

Ein Verlauf der Carotis int. durch die Paukenhöhle war bisher nur bei einigen Insectenfressern durch die feinen Untersuchungen HYRTL's bekannt, bis BEAUREGARD zeigte, dass auch bei den Wiederkäuern die Carotis interna durch die Paukenhöhle verlaufe. Ja, bei diesen findet sich dasselbe Verhältniss wie beim Wal, d. h. beim Embryo ist die Carotis ausgezeichnet entwickelt, später aber wird sie sehr dünn, sie „atrophirt“; ob sie obliterirt, sagt BEAUREGARD nicht. In diesem verdünnten Zustand hielt man die Carotis bisher für die Meningea media. — Die Obliteration der Carotis hat natürlich eine vollkommene Umänderung der arteriellen Versorgung des Gehirns zur Folge. Diese soll im Schlusscapitel dieser Arbeit betrachtet werden.

In der nächsten Nähe der Carotis interna und parallel mit ihr verläuft durch die Paukenhöhle innerhalb des Corpus cavernosum (s. Fig. S a u. S b 2) und durch die beiden Stiele der Plexus tympanicus. Ich gab mir redliche Mühe, den Plexus tympanicus vollständig zu präpariren, allein die Schwierigkeiten in dem lockern Corpus cavernosum und besonders in der mit Schwarte ausgefüllten Incisur waren zu gross. Immerhin konnte ich Folgendes constatiren: Der Plexus besteht aus 3 etwa der Carotis gleich dicken Nerven und aus mehreren dünnen Verbindungsfasern. Einer der dicken Fasern geht in das in der Incisur liegende grosse und dicke Ganglion jugulare über. Nach vorn geht ein Faden in den Canalis caroticus, ein anderer zum Foramen ovale; von ihm zweigt sich ein dünner Faden zu dem sehr kleinen Ganglion oticum ab. — Principielle Abweichungen werden ja am Plexus wohl nicht vorhanden sein, die Abweichungen bestehen wahrscheinlich nur im Verlauf der Nervenfasern, herbeigeführt durch die Verschiebung des Tympano-Perioticums.

b) Physiologie.

Schallwellen der Luft können von jedem Punkt der Oberfläche unseres Kopfes aus zum Labyrinth gelangen, denn alle Medien leiten ja den Schall, die Knochen leiten, „die Luft leitet, Membranen leiten, Gehörknöchelchen leiten, jedes thut, was es nicht lassen kann“ (JOH. MÜLLER). Man kann zunächst den Weg der Schallwellen durch Haut und Kopfknochen trennen von dem Weg durch Gehörgang und Trommelfell, den letztern aber wieder in den Weg quer durch die Gehörknöchelchen zum ovalen Fenster, den Weg quer durch die Pauke zum runden Fenster und den Weg quer durch die Pauke zum Promontorium und direct durch dasselbe hindurch. Es fragt sich nur, auf welchem Wege die Schall-

leitung die günstigste ist, und diesem Wege werden wir die Bestimmung zusprechen, den Schall zu leiten, die andern Wege aber als rein accidentell betrachten.

Wir beginnen unsere physiologischen Betrachtungen mit der Schalleitung beim Menschen und den Landsäugethieren, bei welchen sie uns naturgemäss am besten bekannt ist: Den Weg der Schallwellen der Luft direct durch die Schädelknochen ohne Benutzung des Gehörganges können wir von vorn herein als minderwerthig ausschalten, denn selbst bei lose zugehaltenem Gehörgang tritt eine wesentliche Abschwächung der Luftschalleitung ein. Es bleibt also der Weg durch den Gehörgang als der gangbarere übrig, und jede der drei Eintrittspforten ins Labyrinth, welche von hier aus in Betracht kommen, ist gelegentlich als die beste Eingangspforte in Anspruch genommen worden. Wir wollen indess hier schon als feststehend annehmen, dass der Weg durch Gehörknöchelchen und ovales Fenster der geeignetste ist, die vergleichend-anatomische Begründung dafür aber erst später bringen und diesen Weg zunächst auch allein weiter betrachten.

JOH. MÜLLER, welcher die Schalleitung zuerst einer exacten Untersuchung (1840) unterwarf, glaubte, dass die transversalen Schwingungen des Trommelfells, in welche diese Membran durch die Schallwellen der Luft versetzt wird, keine Bewegung der Gehörknöchelchen hervorbringen könnten, denn der Steigbügel als Endglied der Kette müsse dabei in das Labyrinthwasser hineingedrückt werden, und das sei unmöglich, weil das Wasser ja so gut wie incompressibel sei. So gelangte er zu der Annahme, dass die Gehörknöchelchen den Schall nur molecular fortleiten. Man sieht, dieser Irrthum wurde dadurch hervorgerufen, dass MÜLLER nicht an die Möglichkeit des Ausweichens dachte, welche dem Labyrinthwasser durch die Existenz des runden Fensters gegeben ist. Diese Möglichkeit erkannte EDUARD WEBER (1851) durch directe Beobachtung des runden Fensters an der Leiche, deren Trommelfell oder Stapes hin und her bewegt wurde. Er stellte deshalb die Lehre auf, dass die Schwingungen des Trommelfells sich als Hebelbewegungen dem Hammer und Amboss und als Stempelbewegung dem Steigbügel mittheilen und dass durch diese Bewegung der Gehörknöchelchen der Schall zum Labyrinthwasser geleitet werde. So schaffte WEBER das Fundament unserer Ansicht von der Schalleitung, doch weitem Forschern blieb es vorbehalten, die Feinheiten der Mechanik dieses Apparats zu untersuchen. POLTZER (1861) registrirte durch Glasfäden, welche er an die Gehörknöchelchen klebte, ihre Bewegung sehr exact auf die rotirende Trommel, MACH u. KESSEL (1874) untersuchten dieselben aufs feinste mit dem Stroboskop und BUCK mit dem Mikroskop, allein sie waren stets nur bei ziemlich intensiver Schallwirkung auf das Trommelfell sichtbar, und es blieb immer noch der Einwand des Mathematikers RIEMANN zu beseitigen, dass es unbewiesen sei, dass auch schwache Schallwellen den Schalleitungsapparat in Bewegung setzen könnten. Da unsere physikalischen Hilfsmittel zur Beobachtung dieser feinen Bewegungen nicht hinreichen, suchte HELMHOLTZ (1868) die Möglichkeit

derselben durch mathematische Berechnung, welche von der feinern Anordnung der Trommelfellfasern ausging, nachzuweisen. Indess der directe Nachweis fehlt immer noch. Trotzdem ist heute nicht mehr daran zu zweifeln, dass selbst die schwächsten Schallwellen im Stande sind, Bewegungen des Trommelfells und der Gehörknöchelchen hervorzubringen, nachdem Telephon und Phonograph uns darüber belehrt haben, in welchem hohem Grad gespannte Membranen im Stande sind, Schallwellen der Luft aufzunehmen und weiter zu geben.

Noch nicht vollkommen aufgeklärt ist die Function der Muskeln der Gehörknöchelchen, des Tensor tympani und des Stapedius. Vom erstern wissen wir nur, dass er bei ganz intensiven Tönen oder Geräuschen in Zuckung versetzt wird (OSTMANN, 1898) und dass dieser sog. Tensorreflex ein akustischer ist (HAMMERSCHLAG u. A.). Man hat den Muskel deshalb als Schutzmuskel für das Labyrinth aufgefasst. Ferner wissen wir, dass bei der Durchschneidung des Tensors eine Ueberempfindlichkeit des Gehörs gegen hohe Töne auftritt (KESSEL), und deshalb betrachten wir ihn zugleich als Schalldämpfer. Weiter ist es durch HELMHOLTZ' feine Untersuchungen klargelegt, dass der Tensor durch seinen Tonus den Leitungsapparat in einem Zustand mittlerer Spannung erhält, der wahrscheinlich für seine Schwingungsfähigkeit der geeignetste ist. Dagegen steht es fest, dass der Tensor nicht die Fähigkeit besitzt, den Spannungsgrad des Apparats den aufzunehmenden Schallwellen jeweilig anzupassen, also eine Art Accommodation in schnellster Folge zu vollziehen, nachdem OSTMANN (1898) nachgewiesen, dass die HENSEN'schen Versuche am curaresirten Hund (1878), welche jener Annahme zur Stütze dienten, anders gedeutet werden müssen, als sie HENSEN deutete. — Vom Stapedius wissen wir durch POLITZER (1867), dass bei seiner isolirten Contraction eine leichte Bewegung des Trommelfells nach aussen und zugleich eine Verminderung des Labyrinthdruckes eintritt, weshalb der Stapedius als Antagonist des Tensors angesehen wird, und durch OSTMANN (1899), dass seine Contraction beim Hunde, wenn eine Katze in den Schwanz gekniffen wird und miaut, also im Moment des Aufhorens, zu constatiren ist. — Eine ganz andere Function, auch Accommodation, aber in einem andern als in dem bisher üblichen Sinne, kann man den Muskeln zuschreiben, wenn man die Consequenzen, welche man aus der Schalleitung beim Wal ziehen muss, auf die Landsäugethiere überträgt. Das werden wir später sehen.

Der Wal hat einen nahezu obliterirten Gehörgang. Das Lumen, welches gegen das Trommelfell zu noch vorhanden ist, ist mit abgestossenen Gehörgangsepithelien ausgefüllt. Dem Trommelfell ist daher die Möglichkeit, durch Schallwellen nennenswerth bewegt zu werden, entzogen. Die Gehörknöchelchen können deshalb vom Trommelfell aus nicht mehr bewegt werden und werden ankylosirt, denn Gelenke, welchen die Möglichkeit entzogen wird, sich zu bewegen, ankylosiren. Nur ist die feinere Veränderung, welche sich an einem

phylogenetisch ankylosirten Gelenk vollzieht, eine andere als bei dem künstlich ankylosirten Gelenk. Bei der phylogenetischen Ankylose verwachsen die knorpeligen Gelenkenden ohne Structurveränderung einfach mit einander, wie es bei den Gehörknöchelchen des Wales beschrieben wurde. Bei der künstlichen Ankylose aber fasert sich der Gelenkknorpel auf und wird durch Bindegewebe ersetzt, wie REYHER an Hunden feststellte, denen er ein Bein lange Zeit eingypste. — Nun dürften die Gehörknöchelchen beim Wal trotz Fortfalls ihrer Bewegungen seitens des ruhig gestellten Trommelfells eigentlich gar nicht ankylosiren, da ja die zweite bewegende Kraft für die Gehörknöchelchen, die Muskeln, keine auffallende Veränderung ihres Umfanges und ihrer Structur erleiden. Wenn also trotzdem die Ankylose eintritt, so muss man annehmen, dass im Meere die Gelegenheit der Muskeln, sich accommodativ oder reflectorisch zu contrahiren, nicht häufig genug gegeben sei.

Dem Wal-Labyrinth können Schallwellen weder durch Vermittlung des schwingungsunfähigen und dazu noch vom Hammer fast gelösten Trommelfells noch durch das verstopfte runde Fenster in nennenswerther Weise zugeführt werden. Es bleibt daher als Leitungsweg der Schallwellen zum Labyrinth nur der Weg direct durch die Kopfknochen hindurch und der Weg von der Bulla aus durch den mit ihr verwachsenen Proc. Folianus und die ankylosirte Gehörknöchelchenkette übrig. Es liegt nun von vorn herein nahe, dem breiten Weg durch die Kopfknochen die grössere Dignität als Schallleitungsweg zuzusprechen als dem schmalen Weg durch die Gehörknöchelchen. Allein die Sache ist gerade umgekehrt:

Der Weg von den Kopfknochen zum Labyrinth und selbst der Weg von der Bulla zum Labyrinth ist durch die fast vollkommene Abrückung des Tympano-Perioticums vom übrigen Schädel und durch die theilweise Trennung des Tympanicums vom Perioticum nach Möglichkeit verlegt. Physikalisch heisst das: das Labyrinth ist beim Wal nach Möglichkeit akustisch isolirt. Dadurch ist eine Interferenz von Schallwellen, welche vom ganzen Schädel aus das Labyrinth treffen müssen, mit denjenigen, welche von der Gehörknöchelchenkette zum Labyrinth gehen, nach Möglichkeit vermieden, und dadurch, wie mir scheinen will, das feinere Hören wesentlich begünstigt. Auch bei den Luftsäugethieren haben wir eine ähnliche Isolirung durch die pneumatischen Hohlräume im Felsenbein selbst,

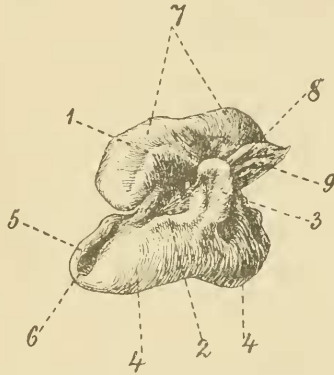
welche oft das ganze Labyrinth umgeben. — Das Tympano-Perioticum liegt nun mitten in einem grossen Luftraum unter der Schädelbasis und ist merkwürdiger Weise in diesen Luftraum aus seiner gewöhnlichen Verbindung mit der Schädelbasis herabgerückt. Die Lufträume an der Schädelbasis des Wales sind nun von grösstem hydrostatischen Werth für das Thier, und wenn auch der Luftraum, in welchem das Tympano-Perioticum liegt, wohl in erster Linie von diesem Gesichtspunkt aus bewerthet werden muss, so kann man doch naturgemäss das Herabsinken des Tympano-Perioticums in diesen Luftraum nur vom akustischen Standpunkt, dem Standpunkt der Isolirung aus erklären.

Dagegen ist der andere Weg, die Gehörknöchelchenkette, nicht nur nicht reducirt, wie man es erwarten müsste, wenn ihre Bedeutung beim Wal durch die Ankylose eine nebensächliche geworden wäre, sondern in progressiver Weise entwickelt. Die Gehörknöchelchen sind bei weitem grösser und compacter als bei den Landsäugethieren; es ist das Gewicht der Knöchelchen bei *Phocaena* (Länge des ausgewachsenen Thieres 1,5—2,0 m) nach HENNICKE nahezu 5 Mal so gross wie beim Menschen und nahezu 3 Mal so gross wie beim Pferd. Diese progressive Entwicklung der Gehörknöchelchen beim Wal bedeutet geradezu eine Durchbrechung des Principes der starken und allgemeinen Reduction des Knochenskelets zur Erleichterung des specifischen Gewichts. Sie muss daher eine besondere Bedeutung haben. Diese Bedeutung kann nur darin bestehen, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu verbessern, und das führt uns zu dem Schluss, dass beim Wal für die Erregung der Endzellen des Nervus cochlearis die Eintrittsstelle der Schallwellen in das Labyrinth keine gleichgültige sei, dass vielmehr das ovale Fenster als die günstigste Eintrittsstelle zu betrachten sei.

Noch ein weiterer Umstand kommt hinzu, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu begünstigen: der ganze Proc. anterior tympani und periotici ist in Form eines Trichters eingezogen. Der Durchmesser des Trichters beträgt an seiner äussern Oeffnung etwa 1 cm, und die Tiefe des Trichters misst $\frac{1}{2}$ cm. Diese Bildung ist so auffallend, bei *Delphinus delphis* (Fig. V) noch mehr als bei *Phocaena*, dass man die Ueberzeugung nicht unterdrücken

kann, dass es sich hier nicht um eine bedeutungslose Bildung handelt. Auch die ganz merkwürdige, nach vorn concave Gestaltung der vordern Gehörgangswand, des Proc. sigmoideus, welche den Trichter nach hinten begrenzt, also die ganz einzig dastehende Thatsache der Umkehrung der Form des sonst nach hinten concaven Gehörganges, ferner die Thatsache, dass dieser Theil der Gehörgangswand gerade am wenigsten reducirt ist, bestärkt diese Auffassung. Der Umstand nun, dass in der Spitze dieses Trichters der Proc. Folianus festgewachsen ist (Fig. V), führt zur Annahme, dass der Trichter als Schalltrichter aufzufassen ist, dazu bestimmt, die in ihn fallenden Schallwellen durch concentrische Reflectirung der Gehörknöchelchenkette zuzuführen. Denn im Wasser wird nach JOH. MÜLLER'S Untersuchung der Schall ebenfalls von festen Gegenständen zurückgeworfen, wie es ja auch von

Fig. V. Der „Schalltrichter“ des Tympano-Perioticums in der Ansicht von vorn-aussen. *Delphinus delphis*, linke Seite, natürliche Grösse. 1 obere Wand des Schalltrichters (Proc. ant. petrosi), 2 untere Wand des Schalltrichters (Proc. ant. bullae), 3 hintere Wand des Schalltrichters (Proc. sigmoideus = vordere Gehörgangswand). NB. Der weisse Punkt in der Tiefe des Schalltrichters ist die bei *Delphinus delphis* deutlich sichtbare Spitze des Proc. Folianus. 4 Bulla tympanica (äussere Lippe), 5 Bulla tympanica (innere Lippe), 6 Orificium (Hiatus) tympanicum tubae Eustachii, 7 Petrosium, 8 Proc. posterior petrosi, 9 Proc. posterior bullae.



vorn herein wahrscheinlich ist, und die Weichtheile, welche den Trichter bedecken und ausfüllen, Haut und hinterer Fortsatz des Fettkörpers des Unterkiefers, können hieran nichts ändern, nachdem die Schallwellen durch sie hindurch gedrungen sind. Der Trichter ist durch die erwähnte Drehung des vordern Endes des Tympano-Perioticums mit nach vorn gedreht, so dass ihn Schallwellen von hinten gar nicht treffen. Schallwellen von der Seite und von vorn treffen ihn gut nach Durchsetzung von Haut und Fett resp. von Haut, Fett und Zungenbeinmusculation. Der knöcherne Schalltrichter ist nun als functioneller Ersatz der Ohrmuschel und des Gehörganges der Luftsäugethiere aufzufassen, und der Schalleitungsweg ist: Schalltrichter, Proc. Folianus, Hammerkopf, Ambosskörper, langer Ambosschenkel, Steigbügel. Eine Nebenleitung, welche von der Bulla aus zum kurzen

Ambosschenkel und von da aus weiter auf den Steigbügel stattfinden und zur Interferenz in der Gehörknöchelchenkette selbst führen könnte, ist nach Möglichkeit ausgeschaltet durch Verdünnung dieses Schenkels, welche zur Verdickung des langen Schenkels in auffallendem Contrast steht. Von demselben Standpunkt aus ist auch der Verlust der Hammerbänder zu betrachten. — Eine weitere Quelle der Interferenz könnte im Trommelfell liegen, da es dem Hammer directe Schallwellen zuführen könnte. Begünstigend für die Zuführung muss entschieden die beträchtliche Verdickung des Trommelfells sein. Doch ist offenbar diese Verdickung nicht durch die Beabsichtigung besserer Schalleitung zu erklären. Es scheint vielmehr eine allgemeine Thatsache zu sein (cf. Labyrinth), dass schwingende Membranen, wenn ihnen phylogenetisch die Möglichkeit entzogen ist, in Schwingungen versetzt zu werden, nicht, wie andere Organe, welche ihre Function verlieren, sich regressiv, sondern progressiv entwickeln. Im Uebrigen ist alles gethan, dem Eindringen von Schallwellen durch das Trommelfell nach Möglichkeit eine Schranke zu setzen. Dahin ist zu zählen die theilweise Lösung des Trommelfells aus seinem Rahmen und die Ausziehung desselben zu einem so spitzen Sporn, dass die Verbindung des Trommelfells mit dem Hammer auf eine schmale, kurze Linie reducirt ist. Schallsammelnd muss nun auch noch die beibehaltene Trichterform des Trommelfells wirken. Beim Bartenwal aber ist selbst dieses begünstigende Moment beseitigt durch die einzig dastehende blasenförmige Vorbauchung des Trommelfells nach aussen. — Man könnte nun glauben, dass auch die Vergrößerung der Bullaoberfläche, welche die Folge der lateralen Ausbuchtung der Bullawand ist, dazu beitragen könne, die Schalleitung durch den Gehörknöchelchenapparat mittels ihrer Resonanz zu verstärken. Denn feste Wände, welche eine Wassersäule begrenzen, resoniren wegen der ausgezeichneten Leitungsfähigkeit des Wassers sehr leicht vom Wasser aus. Hiervon kann man sich durch das Gefühl überzeugen, wenn man eine tönende tiefe Stimmgabel in ein mit Wasser gefülltes Becken taucht. Befestige ich nun auf ein Klötzchen ein grösseres Brettchen, bringe das Klötzchen an meinen Warzenfortsatz und auf das Brettchen eine tönende Stimmgabel, so höre ich die Stimmgabel stärker, als wenn ich ein kleineres Brettchen wähle. Es ist das die Folge der stärkern Resonanz des grössern Brettchens. Dämpfe ich aber die Resonanz durch Berührung des Brettchens mit der Hand, so findet keine Schallverstärkung statt. Eine derartige Dämpfung dürfte aber auch beim Wal durch die die Bulla bedeckenden Weichtheile herbeigeführt werden. — Als akustische

Vortheile, welche durch das Abrücken der lateralen Bullawand entstanden sind, haben wir also kennen gelernt: 1) Die Abrückung verstärkt direct die Schalleitung zum ovalen Fenster, denn der Schalltrichter ist zum Theil, nämlich in seiner untern Umrandung, erst durch das Abrücken entstanden. 2) Die Abrückung verstärkt indirect die Schalleitung zum ovalen Fenster durch möglichste Ausschaltung des Trommelfells aus der Leitung. — Dass natürlich die Abrückung durch Vergrößerung des Luftraums der Bulla auch einen gewissen hydrostatischen Vortheil (cf. später) in sich birgt, soll nicht geleugnet werden.

Was von den Gehörknöchelchen gilt, gilt auch vom ganzen Tympano-Perioticum. Es ist viel fester als bei den Landsäugethieren, so fest, dass es sich nicht mehr mit der Säge bearbeiten lässt. Der Vermehrung des specifischen Gewichts dieser Knochen beim Wal muss man also ebenfalls eine besondere Bedeutung beilegen: Je dichter ein Gegenstand ist, um so schwieriger ist der Uebergang der Schallwellen von einem dünnern Medium auf ihn. Denn es lehrt ja die tägliche Erfahrung, dass ein Teppich die Schallwellen wenig oder gar nicht reflectirt, also gut aufnimmt, eine Mauer aber den Schall stark reflectirt, also schlechter aufnimmt, und das ist offenbar deshalb so, weil die Moleküle des Teppichs leicht, die der Mauer schwer in moleculare Schwingungen, Verdichtungen und Verdünnungen zu versetzen sind. Diese Aufnahmefähigkeit für Schall ist natürlich nicht zu confundiren mit der Leitungsfähigkeit von Schall in festen Körpern, die gerade umgekehrt sich verhält. Ueber die Aufnahmefähigkeit des Schädels resp. Labyrinthknochens für Schall liegen zwei Untersuchungen vor, durch MADER mittels Mikrophons und durch NUVOLI mittels Autostethoskops. Die Ergebnisse sind entgegengesetzter Natur. NUVOLI fand schlechte, MADER gute Aufnahmefähigkeit. Die Differenz scheint mir in der Verschiedenheit der angewandten Schallstärke zu liegen. — Durch die besondere Dichtigkeit des Tympano-Perioticums ist nun schon beim Luftsäugethier eine gewisse Isolirung des Labyrinths erreicht. Im Wasser aber ist der Uebergang der Schallwellen auf das Felsenbein leichter als in der Luft, und das ist beim Wal und auch schon beim Seehund nach Möglichkeit durch grössere Dichtigkeit des Tympano-Perioticums compensirt. Durch diese wird natürlich gleichzeitig auch der Uebergang der Schallwellen vom Wasser auf die Gehörknöchelchenkette erschwert, dies ist aber verhindert durch den Schalltrichter, der eine grössere Menge von Schallwellen auf die Gehörknöchelchenkette

concentrirt und dadurch der Schalleitung durch dieselbe ihre Superiorität sichert.

Doch noch eine weitere Möglichkeit der Interferenz der Schallwellen muss in Betracht gezogen werden. Denn von festen Wänden umgebene Lufträume resoniren im Wasser (JOH. MÜLLER's Fischblasenversuch) ausserordentlich leicht, und so würde auch die in der Bulla und den pneumatischen Hohlräumen eingeschlossene Luft leicht resoniren und, dem Labyrinth zugeführt, eine störende Interferenz bewirken können. Doch die Resonanz ist den genannten Lufträumen beim Wal nach Möglichkeit entzogen durch den Gefässkörper der Bulla, durch die verdickte und succulente Schleimhaut der Bulla und durch die massenhaften Schleimhauterhebungen, welche sich in den pneumatischen Hohlräumen vorfinden. Und schliesslich ist der leichteste Weg, welchen diese Schwingungen zum Labyrinth nehmen könnten, der Weg durchs runde Fenster, durch die geschilderte Ausfüllung der Nische desselben mit Gewebsmasse ja geradezu versperrt.

Ich komme also zu dem Schluss, dass dem Wal der Schall durch den knöchernen Schalltrichter seiner Bulla und weiter durch die ankylosirte Gehörknöchelchenkette dem ovalen Fenster und von hier aus dem Labyrinth zugeführt wird und dass jede diese Leitung durch Interferenz der Schallwellen störende Nebenleitung nach Möglichkeit abgeschwächt ist. Diese Abschwächung ist beim Wal deshalb nothwendig, weil die Schalleitung im Wasser direct durch die Knochen des Schädels hindurch eine ausgezeichnete ist. Es erübrigt sich aber die Einrichtung eines derartig ausgebildeten Abschwächungsapparats der Interferenz bei den Landsäugethieren deshalb, weil der Uebergang der Schallwellen von der Luft auf die Knochen ein sehr viel schwererer ist. —

Betrachten wir jetzt die Ansicht über die Schalleitung bei den Walen, wie sie von andern Autoren geäussert ist: CAMPER lässt den Wal durch den äussern Gehörgang und das Trommelfell hören. Das ist so gut wie ausgeschlossen, weil der Gehörgang verschlossen und das Trommelfell schwingungsunfähig ist und nur in lockerer Verbindung mit den Gehörknöchelchen steht. BUCHANAN lässt den Wal durch die Ohrtrompete hören und berücksichtigt dabei offenbar nur

die Leitung der Luftschallwellen zum Labyrinth, wenn der Wal sich mit seinem Nasenloch über der Oberfläche des Wassers befindet. Natürlich kann in diesem Fall der Wal durch seine Ohrtrumpete hören, falls sie geöffnet ist, das tritt aber, wie erörtert, nur im Moment des Schlingens ein. Die gewöhnliche Leitung der Schallwellen aus der Luft wird aber direct durch die Kopfknochen gehen, nicht einmal durch die Gehörknöchelchenkette, denn der Schalltrichter wie das äussere Ohr befinden sich, wenn der Wal ruhig an der Oberfläche des Wassers schwimmt, der gewöhnliche Fall, unter Wasser (cf. Fig. W). Die meisten Autoren nehmen an, dass der Schall vom Wasser aus durch sämtliche Kopfknochen geleitet werde. CLAUDIUS weist diese Ansicht auf das entschiedenste zurück, wegen der ausgezeichneten Isolirung des Labyrinths, welche er zuerst erkannte und würdigte. Er kommt aber des weitern auf die oben zurückgewiesene Idee, dass die Luft der pneumatischen Hohlräume und der Bulla durch die Schallwellen des Wassers zu starker Resonanz gebracht würde und dass diese Luftschwingungen vermittels der Gehörknöchelchen durch das ovale Fenster oder direct durch das runde Fenster hindurch dem Labyrinthwasser sich mittheilten. DENKER schliesst sich im Wesentlichen dieser Ansicht von CLAUDIUS an. —

Es fragt sich nun, wie sich die vergleichende Anatomie der Landsäugethiere der Frage gegenüber verhält, welcher Weg als der für die Schalleitung prädestinirte anzusehen sei, der Weg durchs ovale Fenster, durchs runde Fenster oder durchs Promontorium. Das Promontorium resp. die Schnecke liegt bei vielen gut hörenden Thieren, wie ESCHWEILER ganz richtig bemerkt, z. B. beim Hund und Pferd, gar nicht dem äussern Gehörgang gegenüber, und das runde Fenster sieht, wie bekannt, bei allen Säugethiere, am wenigsten noch bei den Primaten und dem Menschen, nach hinten. Promontorium und ovales Fenster liegen also in diesen Fällen für den directen Einfall der Schallwellen vom äussern Gehörgang aus geradezu ungünstig, und das spricht gegen die Annahme, dass diese Wege für die Schalleitung bestimmt sind; ja, das ovale Fenster ist von dem runden Fenster bei den Caniden und Feliden durch eine vertical von aussen nach innen die Bulla durchsetzende Scheidewand bis auf einen ganz feinen Spalt zur Communication der Luft getrennt, und für diese Einrichtung ist kein anderer Zweck ersichtlich, als das runde Fenster geradezu vor vom Gehörgang eindringenden Schallwellen zu schützen zur Vermeidung von Interferenz im Labyrinth mit denjenigen Schallwellen, welche durchs ovale Fenster zugeleitet werden. Vielleicht er-

klärt sich daraus die Feinhörigkeit dieser Raubthiere. So können wir also bei den Landsäugethieren nur den indirecten Beweis führen, dass das ovale Fenster die Eintrittspforte der Schallwellen ins Labyrinth sei. Um so werthvoller wird uns jetzt das Ohr des Wales erscheinen müssen, welches durch die Summe der erörterten Verhältnisse uns diesen Weg als den prädestinirten Leitungsweg direct anzeigt. Es scheint mir dieser Nachweis mit das werthvollste Resultat meiner Untersuchungen zu sein, und das besonders in einer Zeit, wo die alten classischen Ansichten über die Schalleitung stark im Begriff stehen, ins Wanken zu gerathen. —

Es bleibt uns nun zum Schluss die interessante Betrachtung, wie der Schalleitungsapparat sich beim phylogenetischen Uebergang vom Landsäugethier zum Wassersäugethier verhalten wird. Angenommen, ein Landsäugethier ginge gelegentlich ins Wasser, so ist es ohne weiteres befähigt, im Wasser zu hören (MONRO's Versuche). Es wird alles das gut hören, vorausgesetzt, dass seine Ohren unter Wasser sind, was im Wasser vor sich geht, denn das Wasser ist ein ausgezeichneter Schalleiter. Es wird aber alles das schlecht hören, was in der Luft vor sich geht, denn beim Uebergang von der Luft in das Wasser wird der Schall erheblich abgeschwächt. Der Schalleitungsapparat wird sich verschieden verhalten: Bleibt beim Untertauchen genügend Luft im Gehörgang zurück, so werden Trommelfell und Gehörknöchelchen zunächst nicht wesentlich in ihrer Schwingungsfähigkeit beeinträchtigt, das Hören ist gut, und auch das Erkennen der Schallrichtung ist ein gutes, denn die Schalleitung durch das ovale Fenster hat noch die Oberhand über diejenige durch die Kopfknochen. — Füllt man aber beide Gehörgänge vor dem Untertauchen sorgfältig mit Wasser an (EDUARD WEBER), oder, was auf dasselbe herauskommt, taucht man, ohne dies zu thun, in grössere Tiefe, so wird die Schwingungsfähigkeit des Trommelfells und dadurch der Gehörknöchelchen aufgehoben, in dem einen Fall durch directe Belastung des Trommelfells mit Wasser, in dem andern Fall durch die Compression der zurückgebliebenen Luft durch das Wasser. Es geht jetzt die Ueberlegenheit der Leitung durchs ovale Fenster über die Knochenleitung verloren. Das Hören wird durch Interferenz undeutlicher: „Derselbe Schall wird nur als eine Empfindung des Kopfes wahrgenommen, und es kann nicht unterschieden werden, ob er von rechts oder von links kommt“ (ED. WEBER). — Wenn nun ein Luftsäugethier gewohnheitsmässig einen grössern oder kleinern Theil seines Lebens sich im Wasser aufhält (temporäres

Wassersäugethier), so entwickelt sich bei ihm die Möglichkeit, den Gehörgang durch activen Verschluss (z. B. Nilpferd) oder durch passiven Verschluss (z. B. Seehund) vor dem Eindringen des Wassers zu schützen. Das ist eine Anpassungserscheinung, die es bewirkt, dass der Schalleitungsapparat sofort nach dem Auftauchen der Luft wieder zugänglich ist, wodurch sofort ein gutes Hören an der Luft garantirt ist (cf. Cap. I). Wir betrachten nun weiterhin allein den Seehund, welcher nicht nur in Anbetracht seines Gehörorgans, sondern auch anderer körperlicher Eigenthümlichkeiten unter den temporären Wassersäugethieren dem Wal am nächsten steht. Bei ihm wird beim Tauchen wegen der Länge seines Gehörgangs unbedingt Luft in demselben eingeschlossen werden. Beim tiefen Tauchen wird sie trotz des Gehörgang-Verschlusses comprimirt, weil der knorpelige Gehörgang in seiner äussern Hälfte nur dünn ist und der Hautoberfläche parallel verläuft. Es wird dadurch zur Feststellung des Schalleitungsapparats und zum schlechten Hören kommen. Würde nun die Schallleitung zum ovalen Fenster durch Vergrösserung und Verdichtung der Gehörknöchelchen verbessert, so würde die Leitung durchs ovale Fenster wieder die Superiorität über die Knochenleitung erlangen und die störende Interferenz vermindert. Das tritt nun in der That beim Seehund schon ein, denn der Seehund steht, was das Gewicht seiner Gehörknöchelchen anbelangt, etwa in der Mitte zwischen Landsäugethieren und Wal. Es ist, wie gesagt, etwa 3 Mal so gross wie beim Menschen und doppelt so gross wie beim Pferd (HENNICKE). In diesem Sinne aber ist das auffallende Gewicht der Gehörknöchelchen beim Seehund wie beim Wal als Anpassungserscheinung zu deuten. HENNICKE indess fasst die letztere anders auf, er stellt sie sich so vor, dass durch die Verstärkung der Gehörknöchelchen ein Gegen- druck gegen das von Wellen und Wasserdruck getroffene Trommelfell geschaffen sei. Es ist ja richtig, dass beim Seehund, wenn er tiefer taucht, ein Druck gegen das Trommelfell ausgeübt wird, und dass gelegentlich, wenn er mit offenem Ohr an der Wasseroberfläche schwimmt, auch Wellen sein Trommelfell treffen können; allein beim Wal ist das aus anatomischen Gründen ja ausgeschlossen, und ausserdem würden ja die Gehörknöchelchen kaum im Stande sein, das Trommelfell zu schützen, da sie fast ausser Verbindung mit ihm sind. — Der Seehund hat nun ebenfalls bereits eine polsterartige Veränderung der Schleimhaut der Bulla, und diese dürfte, ebenso wie die entsprechende Schleimhaut beim Wal und wie der Gefässkörper der Bulla, die Fähig-

keit haben, die übergrosse Resonanz der Bulla im Wasser zu dämpfen. Der Seehund hat endlich ebenfalls eine sehr viel compactere Labyrinthkapsel, wie bereits erwähnt, und auch dieser Umstand trägt dazu bei, die Interferenz abzuschwächen.

5. Die pneumatischen Hohlräume.

a) Morphologie.

An der Schädelbasis der Wale befindet sich ein ausgedehntes System von Luft enthaltenden Hohlräumen, welche direct oder indirect mit dem Mittelohr communiciren. Sie sind meist von Knochen und Weichtheilen, seltner allseitig von Knochen begrenzt. Man kann sie in vordere und hintere Hohlräume eintheilen.

1) Die vordern Hohlräume. Sie gehen sämmtlich direct oder indirect von jenem grossen centralen Hohlraum aus, welchen wir das Vestibulum pneumaticum nannten (Fig. 5 8, Fig. 13 2, Fig. M 7). Es ist ein Raum bis zu der Grösse eines kleinen Hühnereies, der oben von der Schädelbasis (Fig. M 2), unten innen vom hintern Theil des Pterygoids (3), aussen vom Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (6) begrenzt wird. Er communicirt (cf. Fig. 4, 8 u. 9) unten, wie geschildert, mit der Tuba Eustachii und hinten mit der Paukenhöhle. Zwischen knöcherner Schädelbasis und Corpus fibro-cavernosum-ptyerygoideum befindet sich ein breiter Spalt (cf. Fig. M), welcher durch fibröse Brücken in 4—6 oder noch mehr Löcher (der Kreis in Fig. M) umgestaltet ist. Diese Löcher sind die Eingangspforten in die vordern pneumatischen Hohlräume. Die Sonden in Fig. 5 ruhen in ihnen. Die vordere Sonde giebt den Weg zu den Hohlräumen *a*, *b* und *c*, die hintere zu dem Hohlraum *d* an:

a) Der Sinus pneumaticus maxillaris. Er (Fig. 5 10, Fig. 13 3) liegt zwischen Maxillare oben, M. pterygoideus ext. unten, lateraler Fläche des Palatinums innen, Zygomaticum aussen und Stiel des Bulbus oculi hinten. Bei den kurzschnabligen Zahnwalen, zu welchen auch *Phocaena* gehört, bildet sein Horizontalschnitt (Fig. 5) etwa ein gleichseitiges Dreieck. Bei den langschnabligen Zahnwalen, als deren bekanntesten Repräsentanten man *Delphinus delphis* ansehen kann, erstreckt sich die vordere Spitze des Dreiecks bis zur Mitte des Schnabels oder noch weiter nach vorn. Diese lang gestreckte Spitze des Sinus liegt am Dach der Mundhöhle und erzeugt an der Mundfläche des Oberkiefers eine mehr oder minder tiefe und breite Knochen-

rinne. Bei *Phocaena* zieht die Art. maxillaris int. oft frei durch den Sinus (cf. Fig. 5), ehe sie in das Maxillare eindringt (cf. Fig. 13 27).

b) Der Sinus pneumaticus frontalis. Der hintere Theil des Daches des Sinus maxillaris (Fig. 5) wird nur durch Schleimhaut gebildet. Diese Schleimhaut bildet zugleich den Boden des Sinus frontalis (Fig. 13 4; die Schleimhautwand zwischen 3 und 4 ist hier nicht gezeichnet). Seitlich vom 2. Ast des Trigemini (Fig. 5 13), welcher in der Schleimhautwand zwischen Sinus maxillaris und frontalis nach vorn verläuft, um in das Maxillare einzudringen (Fig. 13 26), befindet sich ein aussen (Fig. 5 10), seltener auch ein innen vom Trigemini gelegenes Loch in der Schleimhautwand. Das ist der Eingang in den Sinus frontalis. Dieser Sinus zieht zwischen Frontale (Fig. 13 16) und dem ihm entgegenstrebenden, plattenartigen Proc. frontalis maxillaris (Fig. 13 15) hoch hinauf zur seitlichen Stirngegend, bis über das Niveau der äussern knöchernen Nasenöffnung hinaus, an deren Seite er liegt. In dieser Ausdehnung ist er nach den mir zugänglichen Schädeln anderer Zahnwale nur *Phocaena* eigen. Bei *Globiocephalus* ist er nur 2, bei *Delphinus delphis* nur 1 cm tief, und bei *Delphinus tursio, rostratus* und beim Narwal fehlt er gänzlich.

c) Der Sinus pneumaticus pterygoideus (Fig. 5 9) wird fast allein vom vordern, vor der Incisura tubaria gelegenen Theil des Pterygoids begrenzt, also innen von dem absteigenden Theil (die halbe innere Wand von 9 in Fig. 5), unten von der Gaumenplatte (Fig. F 5.) und aussen von dem aufsteigenden Theil des Pterygoids (Fig. F 5,,). Die schmale vordere Wand wird vom Palatinum, die schmale hintere Wand von der vordern Ansatzfläche des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum gebildet (für beides cf. Fig. 5). Dorsalwärts verengt sich die Höhle zu einem engen Spalt, und dieser bildet den Eingang in die Höhle. Dieser Eingang liegt auf dem Wege vom Vestibulum zum Sinus maxillaris, welcher durch die vordere Sonde in Fig. 5 gekennzeichnet ist. Der Sinus ist bei *Phocaena* meist durch eine Schleimhautfalte in zwei Theile der Länge nach getheilt. Bei den andern Zahnwalen ist er viel grösser als bei *Phocaena*.

d) Der Sinus pneumaticus temporalis (Fig. 5 11) wird begrenzt oben von der knöchernen Schädelbasis, unten vom M. pterygoideus ext., dem Unterkiefer und seinem Fettkörper, vorn vom Stiel des Bulbus oculi (Fig. 5 12), hinten vom M. temporalis (4), innen vom Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (5). An der Innenseite communicirt (hintere Sonde in Fig. 5) er auch mittels mehrerer Löcher mit dem Vestibulum (8). Aussen dringt er oft eine sehr ansehnliche

Strecke weit in die Fossa temporalis zwischen Augapfel (12) und M. temporalis (4) vor. Er erzeugt in der Fossa temporalis bei *Phocaena* einen Knocheneindruck; bei den sonstigen Zahnwalschädeln, welche mir zur Verfügung standen, fehlte dieser Eindruck. Der Sinus temporalis ist vom maxillaris getrennt durch den Augenstiel (Fig. 5). Ich sah wohl die beiden Sinus bis zur Berührung nahe gerückt, nie aber mit einander in Communication treten.

2) Die hintern Hohlräume. Sie stehen direct oder indirect mit der Paukenhöhle in Verbindung, und was für die vordern Hohlräume das Vestibulum pneumaticum ist, ist für die hintern Hohlräume das Cavum tympanicum.

a) Der Sinus pneumaticus peribullaris (Fig. A 20, Fig. 13 7) liegt zwischen der innern Lippe der Bulla (Fig. A 10) und dem Proc. basioccipitalis (12) und hat als Dach das Corpus cavernosum tympanicum (18) in seinem extratympanalen Abschnitt. Sein Eingang ist der enge Spalt zwischen Corpus cavernosum tympanicum und innerer Bullalippe.

b) Der Sinus pneumaticus peripetrosus (Fig. 13 6, Fig. 14 3, Fig. A 21). Am hintern Ende der Paukenhöhle zwischen N. facialis und Carotis (hinterer Stiel des Corpus cavernosum tympanicum) befindet sich eine Oeffnung (Fig. T 7). Sie führt in einen Gang (cf. Fig. 13), welcher sich nach oben wendet und in den hintern Theil des Sinus peripetrosus (6) einmündet. Letzterer umgiebt das Petrosum vollkommen (Fig. 14 1). Er wird begrenzt (Fig. A) vom Petrosum (9) und der tief trichterförmig eingezogenen Dura (24) der hintern Schädelgrube (26) einerseits, dem Squamosum (7), Parietale (8), dem Proc. basioccipitalis (12) und dem Corpus cavernosum tympanicum (18) andererseits. Er ist durch radiär verlaufende Schleimhautfalten in viele Abtheilungen getheilt, die beim jungen Thier durch ihre zierliche und regelmässige Anordnung einen überraschend schönen Anblick (Fig. 14) gewähren. Beim ältern Individuum gesellt sich zur primären hintern Oeffnung meist noch eine secundäre vordere, und und zwar zwischen vorderm Stiel und Körper des Corpus cavernosum tympanicum (Fig. T 8) und auch wohl im hintern Theil des Vestibulums, bis zu welchem der sich immer mehr ausdehnende Sinus peripetrosus schliesslich vordringt. Am Dach des Sinus peripetrosus verläuft nach hinten der röhrenförmige Ductus perilymphaticus (Fig. 14 4) und der pfannenförmige Saccus endolymphaticus (Fig. 14 5). Durch die Zwischenschiebung des Sinus pneumaticus peripetrosus ist der Sinus (venosus) petrosus

superior (Fig. 14 6) und Sinus (venosus) petrosus inferior (Fig. 14 7) vom Petrosum weit abgerückt.

c) Der Sinus pneumaticus paroccipitalis (in keiner Figur zu sehen) ist ein höchstens kirschgrosser Appendix der hintern Zellen des Sinus peripetrosus. Er liegt in jenem halbkugeligen Ausschnitt des Proc. paroccipitalis (Fig. 18), in welchem der Proc. post. tympanici ruht, welcher jenen Ausschnitt nach oben zu nicht vollkommen ausfüllt. *Delphinus delphis* hat im hintern Theil des Proc. post. tympanici eine Dehiscenz, sie ist nach BEAUREGARD bei diesem Thier der Eingang zum Sinus paroccipitalis.

d) Der Sinus pneumaticus epitympanicus (in keiner Figur zu sehen) ist kaum grösser als der Sinus paroccipitalis. Er erweckt deshalb unser besonderes Interesse, weil der Hiatus epitympanicus (Fig. A 15, Fig. G a u. b 12) den schornsteinartigen Eingang zu ihm bildet. Während der Hiatus von unten nach oben verläuft, schlägt der Sinus die Richtung nach vorn ein. Er ruht dorsalwärts auf der Basis des Proc. alaris squamosi (Fig. F 12^{'''}) und erzeugt hier eine breite Rinne auf dem Knochen, welche bei allen Zahnwalen sehr deutlich ist. Nach aussen zu setzt das Bindegewebe, welches sich an die Radix (12') des Squamosums ansetzt, nach vorn zu der Proc. glenoidalis (12^{'''}), das Unterkiefergelenk und der M. temporalis, nach innen und unten zu das Corpus fibro-cavernosum pterygoideum seinem Vordringen eine Grenze.

Die Schleimhaut der pneumatischen Hohlräume überzieht die Sinus bald glatt, bald aber erhebt sie sich zu Falten. Das ist besonders im Sinus maxillaris, frontalis und temporalis der Fall, und hier werden durch die Anordnung der Falten fingerhutartige Schleimhautbuchten erzeugt (cf. Fig. 5), welche alle gegen den Eingang der Höhle, also gegen das Vestibulum hin offen sind. Die Schleimhaut hat, wie die Paukenhöhle, geschichtetes Cylinderepithel, an welchem hier und da noch Flimmern zu erkennen waren. In die lockere Submucosa treibt das Epithel besonders in den buchtenreichen Sinus bald solide Zapfen, bald mikroskopisch kleine Täschchen.

In der Submucosa der vordern Hohlräume liegen viele grosse Venen, die sich in kleinere, sich zu dickern cavernösen Platten durchflechtende Venen auflösen. Es dürfte zwecklos sein, die Venen im Einzelnen zu beschreiben, indess ein Venenraum verdient besondere Beachtung, der grosse kesselartige Bulbus venosus epibullaris (Fig. 13 9). Er befindet sich quasi eingemauert zwischen der Schädelbasis (14), dem Sinus pneum. peripetrosus (6) und dem hintern Theil

des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum (8). Er umspült den Proc. alaris squamosi (20). Er sammelt das Blut aus dem Corpus fibro-cavernosum und aus dem Sinus (venosus) cavernosus der Schädelbasis (Fig. 14 9). Aus diesem Sinus führt ein weites Emissarium durch die mittlere Lücke der Schädelbasis (Fig. F II) zu einer grossen Vene, welche den hintern Theil des Vestibulums kreuzt und sein Dach stark vorwölbt und dann bald in den Bulbus einmündet. Der Bulbus entleert sein Blut in die Jugularis ext. (cf. Fig. CC). Dieser venöse Abzugscanal aus der vordern Schädelgrube des Wales ist bisher unbekannt. Mehrfach ist der Bulbus offenbar als Sinus pneumaticus angesprochen worden, z. B. von BRESCHET und BEAUREGARD. Allein die weisse Farbe seiner Wand lässt ihn leicht unterscheiden von den Sinus pneumatici, welche eine bräunliche Schleimhaut besitzen. Der ganze venöse Abzugscanal ist zu homologisiren mit einem ähnlichen Abzugscanal, welchen viele Säugethiere besitzen und welcher auch am macerirten Schädel derselben kenntlich gemacht ist durch einen Knochencanal, welcher vor der Bulla und hinter der Fossa glenoidalis den Schädel nach aussen durchbohrt und auf welchen HYRTL vielfach die Aufmerksamkeit gelenkt hat. Nur fehlt beim Wal dieser Knochencanal des Schädels, und die ganze Abflussvorrichtung ist ausserordentlich weit.

Ueber die Entwicklung der Hohlräume kann ich Folgendes berichten: Beim 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryo ist noch kein pneumatischer Hohlraum vorhanden, und die Paukenhöhle, in welche die Gehörknöchelchen noch nicht vorgeschoben sind, ist nicht grösser als beim 6,4 cm langen Schafembryo. Beim 68 cm langen Embryo ist das Vestibulum pneumaticum bereits vollkommen entwickelt, die vier vordern Hohlräume fehlen noch. Indess hat die laterale Wand des Vestibulums bereits mehrere kleine und flache Ausbauchungen, die erste Anlage der pneumatischen Hohlräume; die 4 hintern Hohlräume fehlen noch vollkommen, nur die hintern Zellen des Sinus peripetrosus fangen an, sich in Form eines kleinen Spaltes zwischen Petrosum und knöcherner Schädelbasis zu entfalten. Man kann also wohl sagen, dass die Hohlräume mit Einschluss des Vestibulums sich von der Paukenhöhle aus entwickeln. — Dem Epithel ist wegen seiner theils mikroskopisch kleinen, theils makroskopisch grossen Einsenkungen in die Submucosa bis ins höhere Alter hinein ein actives Vordringen nicht abzuspochen, allein die Entfaltung der Epithelausstülpungen erfolgt doch erst durch die Erhebung der Ränder der grossen Knochenmulde resp. durch die Ortsver-

änderung des Tympano-Perioticums, durch das Abrücken des Maxillare vom Frontale etc. — Mit zunehmendem Alter vergrössern sich die Hohlräume zusehends, theils durch Schrumpfung der Schleimhautfalten, z. B. im Sinus pneumaticus peripetrosus, hauptsächlich aber durch Ausbauchung der begrenzenden Knochen, besonders des Proc. basioccipitalis und des Pterygoids, wodurch grössere Dehiscenzen an diesen Knochen entstehen. Daneben aber wächst die Schleimhaut überall hin, wohin es ihr der Raum nur gestattet, unter den Stiel des Bulbus, in die Fossa temporalis zwischen Dura und Knochen (vom Sinus peripetrosus aus) etc. So nimmt die Pneumatisirung der Schädelbasis mit zunehmendem Alter einen Umfang an, der nicht mehr in normaler Proportion zum allgemeinen Wachsthum des Schädels steht, sie hat, kurz gesagt, einen progressiven Charakter.

Was die morphologische Stellung dieser Hohlräume beim Wal anbelangt, so haben sie eine Sonderstellung. Weder die oft grossen Hohlräume in den Schädelknochen der Luftsäugethiere noch die Tubensäcke der früher aufgezählten Luftsäugethiere lassen sich mit denselben vergleichen, denn bei den Luftsäugethiern liegen die Hohlräume in den Knochen, beim Wal zwischen den Knochen, und die Tubensäcke entstehen durch übermässiges Schleimhautwachsthum der ventral nicht geschlossenen Tube; die Hohlräume des Wales aber sind Abkömmlinge der Paukenhöhlenschleimhaut.

In den pneumatischen Hohlräumen des Wales schmarotzen Nematoden in grosser Anzahl. Sie gehören nach SCHNEIDER's Zusammenstellung dem Genus *Pseudalius* an. Zu SCHNEIDER's Zeiten (1866) waren 4 Species dieses Genus bekannt, das bis dahin allein bei *Phocaena* gefunden war. 3 von ihnen schmarotzen nach SCHNEIDER in den Lungen von *Phocaena*, die 4. Species, *Pseudalius minor* KUHN, aber nur in deren Luftsäcken. RAWITZ liess kürzlich die Nematoden der Luftsäcke von *Phocaena* im Berliner Zoologischen Museum aufs neue bestimmen, sie gehörten der Species *Pseudalius minor* an. Für mich hatte Herr Oberstabsarzt Dr. v. LINSTOW in Göttingen die Güte, die Bestimmung auszuführen, sie fiel in dem gleichen Sinne aus. — Entdeckt wurden diese Nematoden von RAPP. Ich fand sie in den Luftsäcken sämmtlicher Phocänen, welche ich untersuchte, ausgenommen bei dem sehr jungen, nur 90 cm langen Thier und natürlich bei den Embryonen. — *Pseudalius minor* ist wie alle *Pseudalius*-Arten vivipar und wird $2\frac{1}{2}$ cm lang. — Wie diese Nematoden in die Lufräume gelangen können, ist vollkommen unklar. Das Eine jedoch muss

wohl als sicher angenommen werden, dass die Infection wegen ihrer Constanz von Individuum zu Individuum erfolgen muss. Am erklärlichsten wäre der Infectionsmodus, wenn man annimmt, dass der Wurm gelegentlich mit der Nahrung in den Intestinaltractus des Thieres gelange. Dann könnte man sich denken, dass der mit dem Kothe ausgeschiedene Wurm des Wales durch verspritzendes Meerwasser in das Spritzloch anderer Thiere gelange und von hier aus in die Tube oder in die Lungen einwandere, was um so eher möglich ist, als *Phocaena* in Herden zusammenlebt. Dagegen kann man wegen der Ungunst der anatomischen Verhältnisse (cf. „Rachen“) kaum mit RAWITZ annehmen, dass der Wurm vom Munde oder vom Intestinaltractus aus direct in die Tube einwandert.

Die Geschichte. MONRO (1785) entdeckte die Sinus. HUNTER (1787) vergleicht sie mit dem Tubensack des Pferdes. G. CUVIER (1809) giebt eine summarische Uebersicht über die grössern Sinus. v. BAER (1826) sucht sie mit den Nasennebenhöhlen der Luftsäuge thiere zu homologisiren. (Unser Vestibulum = Keilbeinhöhle, unsern Sinus maxillaris = Highmorshöhle, unsern Sinus frontalis = Stirnbeinhöhle, unsern Sinus pterygoideus = Gaumenbeinhöhle [mancher Säugethiere.]) RAPP (1837) beschreibt sie wie v. BAER, ohne aber seine irrthümliche Auffassung zu theilen. G. CUVIER (1812) und BRESCHET (1838) halten sie für venöse Sinus, da sie dieselben mit Blut gefüllt fanden. HYRTL (1845) erklärte den Irrthum G. CUVIER's und BRESCHET's damit, dass es sich wahrscheinlich um ein Blutextravasat in die Sinus gehandelt habe, hervorgerufen durch Schädelfractur, die bei der Tödtung des Thieres durch Schläge auf den Kopf entstanden sei. Er erkennt die Entstehung des Sinus durch Ausstülpung der Paukenhöhlenschleimhaut. CLAUDIUS (1858) beweist eine gute Kenntniss der Sinus, besonders des Sinus peripetrosus. BEAUREGARD (1894) theilt die Sinus ein in: 1) sac antérieur; hierzu rechnet er die Gesammtheit unserer vordern Lufträume, dazu den Sinus peribullaris und Sinus peripetrosus; 2) sac postérieur, entsprechend unserm Sinus paroccipitalis; 3) sac moyen, entsprechend unserm Sinus epitympanicus. Dieser schwer zu findende Sinus ist von BEAUREGARD entdeckt. Die Eintheilung BEAUREGARD's ist indess eine sehr wenig glückliche, wie das unsere anatomischen Erörterungen ergeben. DENKER (1902) endlich schliesst sich BEAUREGARD im Wesentlichen an.

b) Physiologie.

Die pneumatischen Hohlräume in den Schädelknochen der Landsäugethiere schützen, darüber ist man sich wohl einig, den Schädel der Säugethiere, welcher eine bestimmte Grösse zur Unterbringung ausgedehnter Organe, z. B. des Auges, der Zunge, des Gehörnes, haben muss, vor übermässiger Gewichtssteigerung, und man kann die Hohlräume geradezu als ausgesparte Räume betrachten.

Die Bestimmung der Tubensäcke, in deren Besitz sich, so weit bekannt, nur Pferd, Esel, Tapir, Klippschliefer und Fledermaus befinden, ist nicht so klar und die Deutung ihrer Function, nur beim Pferd versucht, ist ungemein verschieden. Die Hypothesen, welche darüber existiren, sind nach der Zusammenstellung von APRATO u. DOMINICI, RÜDINGER u. PETER folgende: 1) Die Tubensäcke sollen der Erneuerung der Luft in der Paukenhöhle dienen. Dazu bedarf es natürlich nicht der Tubensäcke, über die ja nur so wenig Thiere verfügen, sondern nur der Tube. 2) Sie sollen ein elastisches Kissen für den Kopf sein. Fledermaus und Klippschliefer haben aber nicht einen so schweren Kopf, dass sie eines elastischen Polsters für denselben bedürften, und andere Thiere haben einen schwereren Kopf als das Pferd, ohne ein Luftkissen zu haben. 3) Sie sollen die Hörschärfe erhöhen. Das könnte nur durch Resonanz geschehen, diese aber ist eher geeignet, die Hörschärfe durch Interferenz, wie erörtert, zu beeinträchtigen. 4) Sie sollen die Respiration unterstützen durch Erwärmung der Luft, durch Ablenkung der Luft von den Lungen (!) oder durch Mässigung der Einwirkung des Sauerstoffs auf die Lungen (!). Allein jegliche Hypothese, welche Unterstützung der Respiration durch die Luftsäcke annimmt, setzt voraus, dass die Tube bei der Respiration offen stehe. Das ist aber selbst nicht einmal beim Pferd der Fall, wie GÜNTHER, PETER und ich contra RÜDINGER nachwiesen. 5) Sie sollen die Säuberung der Nase von Schleim und Fremdkörpern (beim sog. Schnaubern der Pferde) bewirken (RÜDINGER). Es ist nun sicher, dass beim „Schnaubern“, jener Bewegung, welche die Pferde beim Laufen mit dem Kopf machen, durch welche Schleim aus der Nase unter schnaufendem Geräusch ausgestossen wird, die Luftsäcke kraft ihrer anatomischen Lage (cf. „Rachen von Phocaena“, Fig. U 2) entleert werden. Allein dadurch soll die Nase nicht gereinigt werden, sondern der Schleim der Luftsäcke soll zu einem ganz bestimmten, gleich zu erwähnenden Zwecke in die Nase geschafft werden. 6) Sie sind ausgesparte Räume in demselben Sinne wie die Lufträume in den Schädelknochen. Diese Ansicht scheint die richtige zu sein. Beim Pferd wenigstens dienen die Tubensäcke offenbar zur Ausfüllung des grossen freien Raumes, welcher zwischen den enorm grossen Mandibeln an der Schädelbasis übrig bleibt. — Merkwürdig ist es nun, dass die Tubensäcke des Pferdes, wie PETER nachwies und wie ich bestätigen kann, und die Tubensäcke der Fledermaus (RÜDINGER) eine ganz aussergewöhnliche Menge von Drüsen in ihrer Mucosa beherbergen, während der Tapir vollständig der Drüsen entbehrt (PETER) und der Klipp-

schliefer sie nicht in auffällig grosser Menge hat (PETER). Pferd und Fledermaus sind nun schnell und ausdauernd sich bewegende Thiere, und man kann deshalb zu der Annahme gelangen, dass bei diesen Thieren die Tubensäcke noch eine secundäre Bestimmung erhalten haben, die Bestimmung, die Nasenschleimhaut in ihrer Function, die Inspirationsluft mit Wasserdampf zu sättigen, durch ihr reichliches seröses Drüsensecret zu unterstützen.

Betrachtet man die ausserordentliche Energie, mit welcher beim Wal die Schleimhaut der Paukenhöhle sich an der Schädelbasis verbreitet hat, nimmt man hierzu die Planmässigkeit in der Umgestaltung der Knochen an der Schädelbasis, welche darauf hinausgeht, die durch die wuchernde Schleimhaut präformirten Lufträume zur Entfaltung zu bringen und entfaltet zu erhalten, so kann man sich der Ansicht nicht verschliessen, dass es sich bei der Schaffung dieser Lufträume beim Wal um eine viel wichtigere Aufgabe gehandelt habe, als sie in der Schaffung der Lufträume im Schädel der Landsäugethiere und in der Schaffung der Tubensäcke zu erblicken ist. Diese Aufgabe ist eine rein statische, genauer eine hydrostatische, sie besteht darin, den Kopf des Wales dem übrigen Körper gegenüber derart zu erleichtern, dass bei labiler Ruhelage des Thieres seine äussere Nasenöffnung zum Zwecke der Respiration sich über dem Wasserspiegel befindet.

Folgende Betrachtung muss zu dieser Erklärung führen: Die Wale haben, wie bekannt, einen verhältnissmässig grossen, bis $\frac{1}{3}$ der Körperlänge ausmachenden Kopf. Das Schwanzende aber ist stark verjüngt und kann deshalb dem Kopf nicht das Gleichgewicht halten. Ohne besondere Vorrichtungen am Kopf würde demnach der Wal bei labiler Ruhelage, also Rücken oben, Bauch unten, derart schräg im Wasser schwimmen, dass sein Kopf der tiefste Theil wäre. Das Thier würde also einer steten Muskelarbeit bedürfen, um seine Nasenöffnung über Wasser zu erhalten. Es wäre daher eine vollkommene Körperruhe für das Thier ausgeschlossen, deren es aber gerade so bedarf (Schlaf) wie das Landsäugethier. Demnach wäre ihm auch ein dauernder Aufenthalt im Wasser unmöglich gewesen, und die Erleichterung des Gewichts seines Kopfes gestaltete es überhaupt erst zu einem Wassersäugethier *κατ' ἐξοχίῃν*.

Allein die Lufträume, die übrigens auch der Bartenwal besitzt, scheinen allein nicht der schweren Aufgabe der hinreichenden Erleichterung des Kopfes gewachsen zu sein. Es kommen vielmehr Fettanhäufungen mannigfacher Art am Kopfe den Lufträumen zu Hilfe:

Beim Zahnwal sind es jene oft colossalen Fettablagerungen auf dem „Schnabel“, welche dem Thier ebenso eine ungewöhnliche Physiognomie verleihen, wie sie das Princip der fischförmigen Umgestaltung des Körpers geradezu durchbrechen. Diese Ablagerungen, bei allen Zahnwalen vorhanden, erreichen oft eine monströse Grösse, so beim Weisswal, beim Grindwal, beim Narwal, vor allem aber beim Dögling und Pottwal, die ja auch den relativ grössten Kopf haben. Bei diesen Thieren aber ist das Fett noch dadurch specifisch leichter gemacht, dass es flüssig, ölartig ist. — Nicht anders aber sind jene beinahe flüssigen Fettmassen am Unterkiefer der Zahnwale aufzufassen, die wir als Markkörper des Unterkiefers kennen lernten. — Bei den Bartenwalen dagegen fehlt die Erleichterung des Schädels durch Fettanhäufung auf dem Schnabel und wohl auch am Unterkiefer. Sie wird aber ersetzt durch eine ausgedehnte Fettunterpolsterung der Zunge (KÜKENTHAL), die so gewaltig ist, dass die Zungenmuskulatur ihr gegenüber ganz in den Hintergrund tritt.

Die Hypothesen, welche bisher über die Bedeutung der Lufträume an der Schädelbasis der Wale aufgestellt sind, sind folgende: G. CUVIER und v. BAER glauben, dass sie an Stelle der verkümmerten Nase zum Riechen dienen. Daran ist aber gar nicht zu denken, denn der Olfactorius fehlt ja, den Zahnwalen wenigstens, so gut wie gänzlich, und in der Wand der Lufträume verzweigt sich nur der Trigemini. RAPP und CLAUDIUS sprechen ihnen die Aufgabe der Schallverstärkung resp. der Schalleitung zu. Aber akustisch kann man ihnen, wie erwähnt, nur die Aufgabe der Isolirung des Labyrinths zugestehen und das auch nur den hintern, das Labyrinth umgebenden Hohlräumen, die also eine doppelte Aufgabe, eine hydrostatische und eine akustische, erfüllen. Auch MONRO ist in dem Irrthum der Schallverstärkung befangen, fügt aber sehr treffend Folgendes hinzu: „oder ob der vorzüglichste Nutzen darinnen besteht, dass sie den Kopf specifisch leichter, gleich einer Schwimmblase machen, damit er desto eher sich auf der Oberfläche der See erhalten könne.“ So hat also schon der Entdecker der Lufträume beim Wal mit Scharfblick ihre bis zu einem gewissen Grade doppelte Function erkannt. MONRO's Ansicht aber blieb ohne Anhänger. Ich habe zum ersten Mal seit MONRO die hydrostatische Bedeutung der Hohlräume, und zwar schon auf dem X. Congress Deutscher Otologen 1901, mit Schärfe hervorgehoben, und DENKER (1902) hat sich hierin meiner Ansicht angeschlossen. — Was die Bedeutung des Fettes am Kopf des Wales anbelangt, so äussert sich darüber ganz allein K. E. v. BAER in folgenden Worten: „Beim

Pottfisch ist der Kopf der leichteste Theil, weil ihn eine ungeheure Menge Fett bedeckt, in der Absicht, dass die Nase der oberste Theil sei.“ — Aus der Anwesenheit der grossen Venennetze in der Wand der Hohlräume schloss K. E. v. BAER auch nebenbei auf eine respiratorische Function derselben. Diese Venennetze sind aber von demselben Standpunkt aus zu beurtheilen wie die Venennetze im Körper der Wale überhaupt, die ja bei diesen Thieren, wie bei den Robben, eine aussergewöhnliche Verbreitung haben. Ich wiederhole darüber das, was ich beim „Rachen“, p. 65, sagte: „Das cavernöse Gewebe ist als weiterer Ausbau des Venensystems zu betrachten, dazu bestimmt, die grossen Mengen des Blutes zu fassen, über welches die Wale (nach BERT bei *Phocaena* doppelt so gross wie beim Hund, auf das Kilogramm Körpergewicht berechnet) und auch die Pinnipedier verfügen, wodurch es ihnen ermöglicht ist, wie man annimmt, eine grosse Menge Sauerstoffs mit wenigen Athemzügen mittelst ihrer grossen Lungen in das Blut aufzunehmen. Diese Annahme wenigstens giebt uns eine plausible Erklärung für die Fähigkeit der Wale, so erstaunlich lange Zeit, nach KÜKENTHAL's Beobachtung bis $\frac{3}{4}$ Stunde, unter Wasser zu bleiben.“

Beim Rachen setzte ich nun schon des Weitern aus einander, welch grosse Umwälzungen am Vorderkopf der Zahnwale (Drehung und Verlängerung des Präsphenoïds mit deren Consequenzen) eingetreten seien, die allein den Zweck verfolgen, die äussere Nasenöffnung auf die Stirn, d. h. auf annähernd den höchsten Punkt des Körpers bei wagerechter Lage desselben im Wasser, zu bringen und dass diese Verlegung der Nasenöffnung ganz allein respiratorischen Zwecken diene. Fast ebenso grosse Veränderungen aber sind, wie geschildert, an der knöchernen Schädelbasis durch die Anlage der pneumatischen Hohlräume hervorgerufen, und zwar in derselben Absicht, und so können wir denn in Bezug auf die gesammte Umgestaltung des Schädels zusammenfassend Folgendes sagen:

Eine der vornehmsten, wenn nicht die vornehmste Aufgabe beim Uebergang vom Landsäugethier zum Wassersäugethier war es, die labile Gleichgewichtslage im Wasser derart zu gestalten, dass die äussere Nasenöffnung zum Zwecke ungestörter Respiration sich über den Wasserspiegel erhob. Diese Aufgabe ist durch die merkwürdige Umgestaltung des Walkopfes erreicht, und diese Umgestaltung ist also im Wesentlichen aus

dem Bedürfniss nach ungestörter Respiration hervorgegangen.

Was durch sie erreicht ist, das geht am besten aus beistehender Figur hervor, welche dem Werke ESCHRICHT's entlehnt und dessen Original von dem Zeichner CHRISTIAN THORMANN nach der Natur angefertigt ist. Es ist ein grosser Wal, welcher ruhig an der Meeresoberfläche schwimmt oder sich auf ihr treiben lässt. Links bemerkt man die Stirnregion mit der zu einem Nebelstrahl verdichteten Expirationsluft, rechts die Rückenflosse. Man vergleiche hiermit die in jedem Lehrbuch der Zoologie sich vorfindende Abbildung eines Wales oder eines Walskelets, und man wird die grosse Aufgabe würdigen, welche die Natur durch den eigenartigen Umbau des Walschädels vollbracht hat und welche bisher auch nicht annähernd so gewürdigt worden ist, wie sie es verdient.

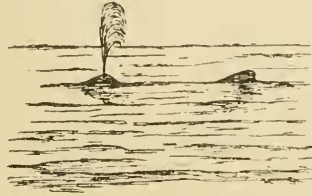


Fig. W. Ein an der Oberfläche des Meeres ruhig schwimmender grosser Wal. Nach ESCHRICHT.

III. Das innere Ohr.

a) Morphologie.

Das Perioticum des Wales wie das Tympanicum werden, was Härte anbelangt, von keinem Landsäugethier erreicht. Die Säge vermag es kaum anzugreifen, und nur die Feile ist im Stande, es zu bearbeiten. Die Entkalkung geht unter starker Gasentwicklung vor sich, und die Zwischensubstanz zerreisst häufig dabei durch die Gasblasen. — Das Aeussere des Perioticums ist zusammen mit dem Tympanicum bereits genügend geschildert und in Fig. G von allen Seiten, in Fig. 10 von unten abgebildet. Zu betonen ist aber nochmals, dass das Perioticum nicht so im Körper liegt, wie es in Fig. G abgebildet ist, sondern dass es mit der Spitze nach vorn innen und mit dem Porus acust. int. schräg nach oben gerichtet ist.

Ueber den gröbern Bau des Labyrinths ist nicht viel Neues zu berichten, nachdem das Labyrinth sehr vieler Säugethiere und auch der Wale von HYRTL und jüngst von DENKER an Ausgusspräparaten einer genauen Untersuchung und Vergleichung unterzogen worden ist. Jedoch ist das Bekannte äusserst eigenartig.

Bringt man einen Ausguss des *Phocaena*-Labyrinths (Fig. X a) mit einem solchen des menschlichen Labyrinths (b), welches als Prototyp des Landsäugethier-Labyrinths gelten kann, dadurch in identische Lage, dass man die Fenster (1 u. 2) und die Bogengänge (3, 4 u. 5) in gleicher Weise orientirt, eine Lage, wie sie der natürlichen annähernd entspricht, so bemerkt man sofort den verschiedenen Verlauf der Schneckenaxe. Beim Menschen verläuft die Axe beinahe horizontal, beim Wal beinahe vertical. Primaten und Cetaceen bilden hierin die Extreme (HYRTL), und die Richtung der Schneckenaxe aller andern Säugethiere bewegt sich zwischen der horizontalen und verticalen. Beim Menschen ist deshalb in der Ansicht von aussen (b) nur

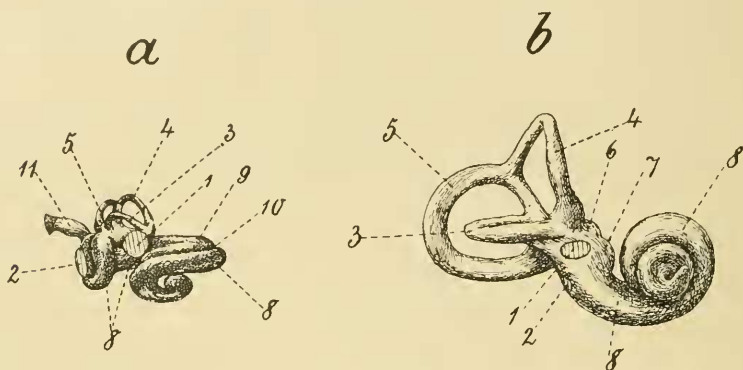


Fig. X. Metallaussguss des rechten knöchernen Labyrinths. Ansicht von aussen. 2:1. Die Fenster und die Bogengänge sind in identische Lage gebracht. a *Phocaena*, b Mensch. 1 Fenestra ovalis, 2 Fenestra rotunda, 3 äusserer (horizontaler) Bogengang, 4 vorderer (oberer) Bogengang, 5 hinterer (unterer) Bogengang, 6 Recessus ellipticus, 7 Recessus sphaericus, 8 Schnecke, Ansicht der Scala vestibuli, 9 Schnecke, Ansicht der Scala tympani, 10 Einschnitt zwischen den Scalen für die Lamina spiralis secundaria, 11 Aquaeductus cochleae.

der Ausguss der Scala vestibuli (8) zu sehen, beim Wal ausser der Scala vestibuli (8) auch die Scala tympani (9). Beim Wal sind ausserdem die Scalen durch einen tiefen Spalt (10), in welchem die von HYRTL so genannte Lamina spiralis secundaria lag, von Anfang bis zu Ende getrennt, während beim Menschen ein derartiger, aber sehr seichter Spalt sich nur im Anfangstheil der Basalwindung vorfindet und in der Fig. X b natürlich nicht zu sehen ist. Die Zahl der Windungen der Schnecke beträgt bei *Phocaena* $1\frac{1}{2}$ — $1\frac{3}{4}$, bei den übrigen hierauf bisher, und zwar von HYRTL, untersuchten Walen (*Delphinus tursio*, *Monodon monoceros*, *Physeter macrocephalus*, *Balaena mysticetus*, *Balaenoptera rostrata*) ist sie etwas grösser, bis 2 und

etwas darüber. Die Wale und die Sirenen bilden hierin, abgesehen von den Monotremen, unter den Säugethieren das Extrem nach unten, der Mensch mit seinen $2\frac{1}{2}$ Windungen steht in der Mitte und einige Nager, z. B. *Hydrochoerus* mit beinahe 5 Windungen, an der Spitze. Die Schnecke des Wales ist, wie stets, in Form eines Kegels aufgerollt. Die Rollung selbst aber ist nicht so eng wie beim Menschen.

Das Vestibulum ist beim Menschen und den Landsäugethieren ampullenartig ausgebuchtet, so dass das ovale Fenster (Fig. X b 1) links und rechts vom Vestibulum überragt wird. Bei *Phocaena* aber ist das Vestibulum röhrenartig, das distale Ende der Röhre ist das ovale Fenster (1), und das proximale Ende geht ohne Verjüngung seines Durchmessers in die Scala vestibuli (8) über. Die Röhre des Vestibulums ist ferner sehr merkwürdig gekrümmt, denn sie bildet einen liegenden, nach aussen offenen Halbkreis, welcher proximal in den ebenfalls halbkreisförmigen, aber nach oben offenen Anfang der Scala vestibuli übergeht (8), der sich dann weiter in die übrige horizontal liegende Scala vestibuli (8) fortsetzt. Eine Theilung des Vestibulums, wie beim Menschen, in Recessus ellipticus (6) und sphaericus (7) ist am röhrenartigen Vestibulum des Wales nicht zu erkennen.

Die Bogengänge sind beim Wal genau so angeordnet wie beim Menschen und den Landsäugethieren, der Wal hat also einen äussern oder horizontalen (3), einen vordern oder obern (4) und einen hintern oder untern (5) Bogengang. Seine Bogengänge haben ferner auch je ein schlichtes und ein ampullenartig erweitertes Ende, und die schlichten Enden des vordern und hintern Bogenganges verschmelzen auch vor ihrer Einmündung in das Vestibulum mit einander. Die Bogengänge bilden beim Wal einen so kleinen Kreisabschnitt wie diejenigen keines andern Säugethiers (HYRTL). Die hervorstechendste Eigenthümlichkeit derselben ist aber ihre Kleinheit. Sie ist die Ursache, dass CAMPER sie beim Grönlandwal (1762) und beim Pottwal (1776) überhaupt nicht fand und ihre Existenz daher bei den Walen überhaupt ganz leugnete, was seiner Zeit natürlich grosses Aufsehen erregte. Als nun MONRO sie bei *Phocaena* (1785) gefunden haben wollte, constatirte CAMPER (1787), dass sie auch bei diesem Wal nicht vorhanden seien, und erklärte den Irrthum MONRO's dadurch, dass dieser die angefeilte Basalwindung der Schnecke, wie das aus MONRO's Abbildung auch thatsächlich zu ersehen ist, für einen Bogengang gehalten hatte. Trotzdem wird bis heute die Entdeckung der Bogengänge des Wales allgemein MONRO zugeschrieben. Diese Ehre gebührt aber möglicher

Weise COMPARETTI, welcher 1789 (cf. RAPP) die Bogengänge gesehen haben will. Zweifellos gesehen hat sie aber G. CUVIER (1807), und HYRTL (1845) hat sie zuerst im Ausguss dargestellt.

Der *Aquaeductus vestibuli* (in der Figur nicht zu sehen) entspringt, wie immer, so auch beim Wal, an der medialen Seite des Vestibulums unterhalb des *Crus commune* des vordern und hintern Bogenganges. Er ist an seinem Ursprung noch enger als beim Menschen, erweitert sich aber sehr bald zu einem breiten, von oben nach unten zusammengedrückten Trichter. Der *Aquaeductus cochleae* (11) ist dicker als derjenige des Menschen und nimmt dadurch eine Sonderstellung ein, dass er, statt nach unten, schräg nach oben verläuft. Es ist das die Folge davon, dass er beim Wal ausserhalb des Perioticums seinen ursprünglichen Verlauf an der Dura beibehalten hat, im Uebrigen aber mit dem Perioticum nach unten sank.

Die Nerven, in der Abbildung nicht dargestellt, sind dieselben wie immer, nur ist der N. cochlearis des Wales viel dicker als derjenige des Menschen, die Nerven des Vestibularapparats aber sind sehr erheblich dünner.

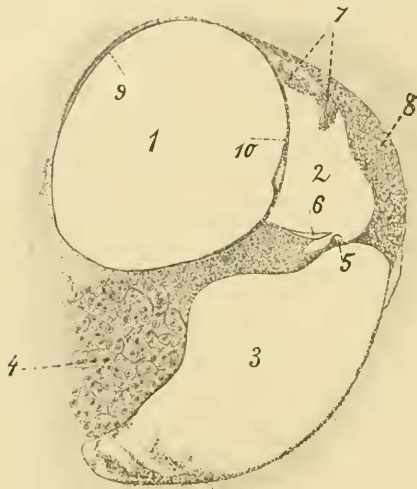
Ueber die Grössenverhältnisse der einzelnen Theile des Labyrinths ist Folgendes zu sagen: Nach CLAUDIUS verhält sich beim Menschen der Inhalt der Schnecke zu dem Inhalt des Vestibulums und der Bogengänge wie 1 : 1,47, beim Weisswal aber wie 1 : 0,057. Das Vestibulum von *Phocaena* ist nach demselben Autor so klein wie dasjenige des Kaninchens, die Bogengänge so klein wie diejenigen des Hamsters, die Schnecke aber grösser als diejenige des Pferdes. — Am Knochenpräparat (Feilpräparat) ist ausserdem noch Folgendes zu sehen: Die *Lamina spiralis primaria* zeigt an ihrem freien Rande die Zusammensetzung aus 2 Lamellen aussergewöhnlich deutlich. Während nun die der *Scala vestibuli* zugekehrte Lamelle, wie immer, eben ist, ist die der *Scala tympani* zugekehrte Lamelle, dort, wo sie an den *Modiolus* anstösst, stark in die *Scala tympani* hinein vorgebaut, eine specielle Eigenthümlichkeit der *Cetaceenlamina*, welche von HYRTL entdeckt, aber in ihrem Wesen nicht erkannt wurde. Das Mikroskop zeigt nun (Fig. Y), dass in der hohlen Vorbauchung das *Ganglion spirale* liegt, dass es sich also um den ROSENTHAL'schen Canal handelt. Dieser Canal ist offenbar deshalb in die *Scala tympani* vorgebaut, weil er in der wenig umfangreichen Spindel keinen Platz fand, die Reduction der Spindel aber erfolgte aus akustischen Gründen (cf. Physiologie). Der Canal folgt der *Lamina spiralis* von der Basalwindung bis in die Spitzenwindung und endigt erst dort, wo

der kurze Hamulus beginnt. Dieses oberste Ende des Canals entbehrt eines knöchernen Abschlusses, was schon HYRTL bemerkte. — Die Lamina spiralis primaria läuft in der Spitzenwindung, wie immer, in den Hamulus aus, der aber ungewöhnlich kurz ist. Das hob ich bereits auf der X. Otologenversammlung hervor — und HENNICKE hat es mittler Weile bestätigt —, weil HYRTL annahm, dass der Hamulus und somit die wichtige Verbindung zwischen Scala tympani und vestibuli, das Helicotrema, dem Wale fehle. Das ist also nicht der Fall, sie ist aber sehr eng. — Im Vorhof bemerkt man statt der gewöhnlichen 5 nur 4 Oeffnungen für die Bogengänge, indem das ampullare Ende des hintern Bogenganges, nicht des vordern, wie DENKER sagt, mit dem schlichten Ende des äussern Bogenganges kurz vor der Einmündung in das Vestibulum verschmilzt. Dasselbe ist nach HYRTL bei den Caniden und Feliden der Fall. — Am nicht macerirten, sondern einfach getrockneten Felsenbein fällt noch Folgendes auf: das Lgt. spirale ist so dick und fest, dass es sich als fortlaufendes Band aus der aufgefalten Schnecke entfernen lässt. Aus demselben Grunde lässt sich die Membrana fenestrae rotundae in toto aus dem runden Fenster als kleines Trichterchen hervorholen. Ihre Verdickung ist, wie diejenige des Trommelfells, ein Beweis für ihre geringe Schwingungsfähigkeit (cf. folgde. Seite). — Beim 68 cm langen Embryo finde ich endlich noch, und zwar nur rechterseits, aus der Apertura externa aquaeductus vestibuli ein 2 mm langes und 1 mm breites, flaches Knochenblatt hervorragen, das von der knöchernen Wand des Aquaeductus entspringt. Es scheint, als ob das Perioticum ursprünglich voluminöser angelegt gewesen wäre und der entbehrliche Theil, die Spongiosa, bald nach der Anlage wieder resorbirt worden wäre mit Ausnahme dieses Knochenblättchens, dessen Resorption also nur eine Frage der Zeit gewesen wäre.

Die mikroskopische Untersuchung ergibt Folgendes: Beim 7,1 cm langen *Phocaena*-Embryo unterscheidet sich die Entwicklung des Labyrinths durch nichts von derjenigen eines etwa gleich grossen Kalbembryos. Insbesondere sind sämtliche Nervenendstellen durch Verdickung des Epithels bereits kenntlich. Beim 68 cm langen *Phocaena*-Embryo, der mir in andern Dingen so gute Dienste leistete, war das Labyrinth zu schlecht fixirt, um verwerthet werden zu können.

Von den grössern Phocänen zerlegte ich 3 Labyrinth in Serienschritte. Ich erhielt jedoch kein in jeder Beziehung tadelloses Präparat, denn selbst die frischesten Exemplare kamen erst 5—6 Tage nach dem Tode in meine Hände. In den gröbern Dingen sind keine

wesentlichen Abweichungen vorhanden. In der uns am meisten interessirenden Schnecke (Fig. Y) ist das CORTI'sche Organ (5) vorhanden, Einzelheiten lassen sich jedoch nicht mehr erkennen. Die Stria vascularis (7) ist vom Lgt. spirale (8) abgelöst, Einzelheiten sind an ihr auch nicht mehr zu erkennen, was wegen unserer spätern physiologischen Betrachtungen bedauerlich ist. Die REISSNER'sche Membran (10) ist in toto, im Vergleich zu Mensch und Kalb, erheblich verdickt, daneben fällt noch eine stärkere partielle Verdickung auf. Die Verdickung dieser Membran erscheint deshalb von Wichtigkeit, weil sie auf ihre Schwingungsunfähigkeit hinweist (cf. Physiologie); es ist merkwürdig, dass phylogenetisch zur Ruhe gekommene schwin-



gende Membranen nicht atrophiren, sondern hypertrophiren, wie es das Trommelfell und die Membran des runden Fensters beim Wal beweist. Das mächtige Ganglion spirale (4) springt stark, wie erwähnt, gegen die Scala tympani (3) vor. In der Scala vestibuli (1) befindet sich

Fig. Y. Schnitt durch die Schuecke von *Phocaena communis*. 25 : 1. (Das Präparat ist schlecht conservirt.) 1 Scala vestibuli, 2 Ductus cochlearis, 3 Scala tympani, 4 Ganglion spirale, in die Scala tympani vorgebant, 5 CORTI'sches Organ, 6 Membrana tectoria, 7 Stria vascularis, abgelöst vom Lgt. spirale 8, 9 hyaliner Niederschlag, 10 Membrana Reissneri, verdickt.

ein wandständiger, hyaliner Niederschlag (9). An andern Schnitten bemerkt man ihn auch in der Scala tympani, an der REISSNER'schen Membran, im Vestibulum, und in Fig. R b ist der Niederschlag auf der Stapesplatte gezeichnet. Frei von Niederschlägen fand ich die Membrana basilaris. Diese Niederschläge scheinen dort zu Stande zu kommen, wo dem Labyrinthwasser die Möglichkeit der Bewegung entzogen ist (cf. Physiologie). Ein genaueres Studium an frischem Präparaten ist daher von grossem physiologischen Werth, wie denn überhaupt die genauere Untersuchung des frischen Wallabyrinths uns noch manche physiologisch werthvolle Beiträge zu liefern verspricht. — Erwähnenswerth ist noch, dass im Vorhof sich eine Otolithenmembran befindet (HYRTL).

b) Physiologie.

Die akustische Function des Labyrinths.

Sinneszellen, denen man akustische Function zugetheilt hat, sind unter den Wirbellosen sehr verbreitet. Sie sitzen entweder frei auf der Körperoberfläche oder in nahe der Körperoberfläche liegenden und mit Wasser gefüllten Bläschen, „Otocysten“, in denen sich Steinchen, „Otolithen“, befinden, oder sie stehen, wie bei den Heuschrecken, in Beziehung zu einer schwingbaren, trommelfellartigen Membran, die sogar durch Muskeln gespannt werden kann. Die Zellen der Otocysten und die Otolithen scheinen sammt und sonders im Dienste der Erhaltung des Körpergleichgewichts zu stehen (siehe unter „statischer Function“). Die übrigen Zellen scheinen ausserordentlich empfindliche tactile Sinneszellen zu sein, welche die Schallwellen der Luft und des Wassers als Gefühlseindrücke zum Bewusstsein bringen; ob aber als Gehörseindrücke, ist sehr unwahrscheinlich und wohl nie, der ganzen Sachlage nach, mit absoluter Sicherheit zu entscheiden. Näheres hierüber findet man bei KOLBE und LANG, und es soll hier nur der Beobachtung von HENSEN an Krebsen gedacht werden, weil sie eine historische Bedeutung erlangt hat: HENSEN fand, dass die „Hörhaare“ von Krebsen, denen er im Wasser starke Töne zuleitete, sich nicht nur bewegten, sondern auch eine Art Abstimmung erkennen liessen durch selectives Mitschwingen, und HENSEN konnte von HELMHOLTZ diese Thatsache demonstrieren. Beide zogen hieraus noch nicht den Schluss, dass die Krebse hören, dieser Schluss aber wurde von Andern vielfach daraus gezogen. Indess wies BEER (1898) überzeugend nach, dass die Krebse höchst wahrscheinlich die Töne nicht hören, sondern fühlen.

Noch weniger glaubte man an dem Hörvermögen der Wirbelthiere im Allgemeinen zweifeln zu dürfen, da sie mit Ausnahme des Amphioxus sämmtlich mit einem Labyrinth ausgestattet seien, das man a priori für das Hörorgan ansah. Insbesondere aber hielt man auch die Fische für hörend, trotzdem sie des CORTI'schen Organs entbehren. Doch KREIDL (1895) wies nach, dass die Fische höchst wahrscheinlich taub seien und dass die Reactionen dieser Thiere, welche man als akustische ansah, als optische oder tactische aufzufassen seien, genau so, wie es BEER später bei den Krebsen fand. Diese Untersuchungen KREIDL's sind in so fern von fundamentaler Bedeutung, als sie zu beweisen scheinen, dass der Vestibularapparat (Vorhof und Bogengänge) in keiner Weise am Höract theilhaftig ist. Denn bekanntlich war von HELMHOLTZ Anfangs der Ansicht, dass dieser Apparat die Geräusche percipire, so lange er noch nicht erkannt hatte, dass für die Geräusche im Princip kein besonderer Aufnahmeapparat angenommen werden müsse, da sie sich nur für das Unperiodische ihrer Schwingungen von Tönen und Klängen unterscheiden. Doch auch dann glaubte er noch dem Vestibularapparat nicht jegliche Schallperception absprechen zu dürfen und reservirte ihn für die Empfindung sehr hoher, quiekender, zischender,

schrillender, knipsender Geräusche, die wohl im Stande seien, die Haare der Otolithensäcke in Schwingung zu versetzen, nicht aber selbst die kürzesten Fasern der Basilarmembran wegen ihrer zu starken Dämpfung. Der Annahme von VON HELMHOLTZ konnte man auch deshalb eine gewisse Berechtigung nicht absprechen, wenigstens was die Macula sacculi als akustisches Endorgan anbetrifft, weil diese von den Stößen des Steigbügels direct getroffen wird und weil die Pars inferior labyrinthi, Sacculus und Cochlea resp. Lagena in ihrer phylogenetischen Entwicklung eine starke morphologische Abgrenzung von der Pars superior, dem Utriculus und den Bogengängen erfahren, auf welches beides zuerst HASSE mit voller Schärfe hinwies. Indess scheint man nach den später zu erwähnenden Experimenten (cf. „statische Function“) dem Vestibularapparat heute jegliche Betheiligung am Höract abzusprechen.

So hat denn allmählich, gleichsam per exclusionem, die Ueberzeugung sich Bahn gebrochen, dass zum Hören ausschliesslich das CORTI'sche Organ resp. die Papilla basilaris diene, welches in den ersten Anfängen sich bei den niedern Amphibien und Reptilien vorfindet und bei den Säugethieren seine höchste Vollkommenheit erlangt. Als Sinnesepithel sind die mit Haaren ausgestatteten CORTI'schen Zellen zu betrachten, mit welchen die Dendriten des Ganglion spirale in Contact treten.

Die freie Suspension des CORTI'schen Organs mitten im Wasser des Labyrinth zwischen Scala vestibuli und Scala tympani macht es höchst wahrscheinlich, dass dessen Erregung durch Schwingungen erfolgt, in welche es vom Labyrinthwasser aus versetzt wird. Deshalb entbehrt auch jede Hörtheorie, welche mit der Schwingbarkeit des Apparats nicht rechnet (ADLER's Rhythmustheorie) der Wahrscheinlichkeit. Der HELMHOLTZ'schen Theorie (1863) nun liegt die Schwingungsmöglichkeit des CORTI'schen Organs zu Grunde: Das Ohr hat die Fähigkeit, Klänge in seine Töne aufzulösen, genau wie das Clavier. Rufen wir in dasselbe, nachdem es geöffnet und die Dämpfung weggenommen ist, einen Vocal hinein, so schwingen alle die Saiten des Claviers mit, deren Töne der Vocal enthält. Es fragte sich nur, welche Theile der Schnecke als resonirende zu betrachten seien. HELMHOLTZ dachte zuerst an die CORTI'schen Pfeiler, bis HASSE (1873) nachwies, dass dieselben den Vögeln und Crocodilen fehlen. Schliesslich fand HENSEN, dass die Membrana basilaris wegen ihrer Zusammensetzung aus einzelnen Saiten und wegen der successiven Längenzunahme dieser Saiten von der Basis zur Spitze der Schnecke das geeignetste Resonanzorgan darstelle, eine Anschauung, der sich VON HELMHOLTZ anschloss.

Die Theorie von HELMHOLTZ behauptete bis vor Kurzem unbestritten das Feld. Verschiedene Mängel derselben aber, besonders derjenige, dass sie den Unterschied von Consonanz und Dissonanz nicht genügend erklärt, veranlassten EWALD (1899) und GOLDSCHMIDT (1901), nach einer neuen Theorie zu suchen („Schallbildertheorie“). Wie weit sie die Mängel der HELMHOLTZ'schen Theorie beseitigt, kann hier nicht besprochen werden. Doch müssen wir hier untersuchen, ob sie die anatomischen Verhältnisse in derselben Weise zu ihrem Ausgangspunkt

nimmt, wie das der Vorzug aller HELMHOLTZ'schen physiologischen Untersuchungen ist. Das ist nun nicht der Fall. EWALD-GOLDSCHMIDT nehmen an, dass nicht einzelne Saiten oder Gruppen von Saiten im Labyrinth resoniren, sondern dass die Membrana basilaris in ihrer ganzen Länge bei jedem Tone mitschwingt und dass sie je nach der Menge der Töne sich beim Schwingen in verschiedene Knoten und Bäuche wie eine schwingende Membran theilt. Wäre das der Fall, so würde hierzu eine einfache homogene Membran genügt haben, und es würde die Zusammensetzung der Membrana basilaris aus so vielen Saiten, die in ihrer gleichmässigen Anordnung den Eindruck höchster technischer Vollendung machen, nicht erklärlich sein; und ebenso unerklärlich würde es sein, weshalb die Fasern bei allen Säugethieren dieselbe continuirliche Verkürzung zwischen Spitze und Basis so constant zeigen.

Die einzige Möglichkeit, die HELMHOLTZ'sche Theorie zu beweisen, liegt in der Untersuchung des Menschen, weil dieser uns allein darüber Auskunft geben kann, was er hört und was er nicht hört. Sie liegt in dem Nachweis, wie BEZOLD scharf erkannt hat, dass bei einem Menschen, dessen Gehör in vivo einen ganz bestimmten Ausfall von Tönen zeigt, post mortem sich eine ganz bestimmte Stelle des CORTI'schen Organs als zerstört erweist. Derartige Tonlücken sind selten und wahrscheinlich nur bei Taubstummten, wo BEZOLD sie vielfach nachwies, vorhanden. Es hängt natürlich vom Zufall ab, dass ein derartiges Ohr einmal zur Section kommt, was bisher noch nicht eingetreten ist. Das Thierexperiment (BAGINSKY, Hund) kann hier nicht von entscheidender Bedeutung sein, denn, ist es schon äusserst schwierig, sich objectiv beim Menschen darüber Rechenschaft zu geben, ob ein Ohr gegebenen Falls noch ganz bestimmte Töne oder überhaupt noch etwas hört, so dürfte das beim Thier fast zur Unmöglichkeit gehören, und Irrthümern (EWALD, labyrinthlose Taube, welche noch hören soll) ist hier Thür und Thor geöffnet. — So ist denn die HELMHOLTZ'sche Theorie auch heute noch diejenige, mit welcher wir allein rechnen können, weil sie, auf anatomischen Verhältnissen sich aufbauend, mittels einfacher physikalischer Gesetze schwierige physiologische Erscheinungen nach Möglichkeit erklärt.

Eine gleich befriedigende Theorie, wie wir sie in der HELMHOLTZ'schen Theorie für die eigentliche Erregung des CORTI'schen Organs haben, besitzen wir für die Art der Zuleitung der Erregung zum CORTI'schen Organ nicht, und die Worte, mit welchen HENSEN im Jahre 1880 dieses Capitel beginnt, die Worte, dass „die Schallwellenbewegung im Wasser des Labyrinths eine nicht unerhebliche Schwierigkeit für unsere Vorstellungen bilde“, bestehen auch heute noch zu Recht. Bei den Luftsäugethieren liegen die Verhältnisse aller-

dings äusserst complicirt. Vielleicht aber lassen sie sich verstehen, wenn man von den einfachern Verhältnissen des Wales ausgeht und von dieser Basis aus die Verhältnisse des Luftsäugethiers betrachtet. Das soll nun in Folgendem geschehen.

Ist die Schallwelle beim Wal an der Steigbügelplatte angekommen, die wir als günstigste Eintrittspforte des Schalles in das Labyrinth kennen gelernt haben, so kann sie auf zwei Wegen zum Corti'schen Organ gelangen. Der erste Weg ist derjenige vom Steigbügel seitlich durch die knöcherne Labyrinthkapsel, welcher beim Wal wegen der Ankylose des Steigbügels ein gangbarer sein muss. Er ist aber der unwahrscheinliche, denn: 1) Nach SAVART'S Untersuchung an Platten, die in einem Winkel zusammenstossen, müssen die Moleküle der Labyrinthkapsel in derselben Richtung wie diejenigen des Steigbügels und der ganzen Gehörknöchelchenkette schwingen, d. h. also, in frontaler Richtung. Die Basilarfasern werden bei der senkrechten Richtung der Schneckenaxe des Wales theils günstig, d. h. quer, theils aber ungünstig, d. h. längs von den Schallwellen getroffen werden. Das würde also zu einer ganz ungleichmässigen Erregung des CORTI'schen Organs führen. 2) Derselbe Eintritt der Schallwellen in das Labyrinth und somit dieselbe ungünstige Erregung des Corti'schen Organs erfolgt schon ganz allein durch die Verbindung der Bulla mit dem Perioticum, und man würde die Einrichtung des Schalltrichters und die Verdickung der Gehörknöchelchenkette gar nicht verstehen, wäre der Weg der Schallwellen vom Steigbügel aus direct auf das Perioticum derjenige, welcher für die Erregung des CORTI'schen Organs bestimmt ist. 3) Der Modiolus ist auf das äusserste reducirt, so stark, dass das Ganglion spirale, wie erwähnt, nicht mehr in ihm Platz hat. Diese Reduction muss aber den directen Leitungsweg durch den Knochen zum Corti'schen Organ äusserst behindern und ist als ein weiteres Glied in der Reihe der isolirenden Momente aufzufassen, als Anpassungserscheinung für das Hören im Wasser. 4) Die Wassersäule des Vorhofs liegt in der directen Verlängerung des Stapes, sie wird also den Hauptstoss der Molecularbewegung empfangen, der Knochen aber nur die seitlichen Ausströmungen. — Aus allen diesen Gründen müssen wir also annehmen, dass der erste Weg als nicht zu vermeidender, aber minderwerthiger Nebenweg der Schallleitung zum Corti'schen Organ anzusehen ist. Als 2. und Hauptweg aber bleibt uns dann beim Wal nur der Weg von der Stapesplatte direct in das Vorhofswasser übrig, genau so wie beim Luftsäugethier.

Im Labyrinthwasser wird sich nun der Schall überall hin, auch in die Bogengänge, fortpflanzen, ohne natürlich die Nervenendstellen des Vestibularapparats zu erregen, deren adäquater Weg höchst wahrscheinlich anders geartet ist, wie wir noch sehen werden. Uns interessirt daher nur der Weg, welchen die Schallwellen zurücklegen werden, um in die Schnecke zu gelangen.

Wäre das Labyrinth statt mit Wasser mit Luft gefüllt, so würden wir ohne Besinnen sagen, dass die Leitung durch den Vorhof in die Schnecke, wie in einem entgegengesetzt gewundenen Sprachrohr, durch stete Reflexion seitens der Rohrwände, bis in die Schneckenspitze erfolgen müsse, ein Weg, den ich in Fig. Z a zu zeichnen und durch

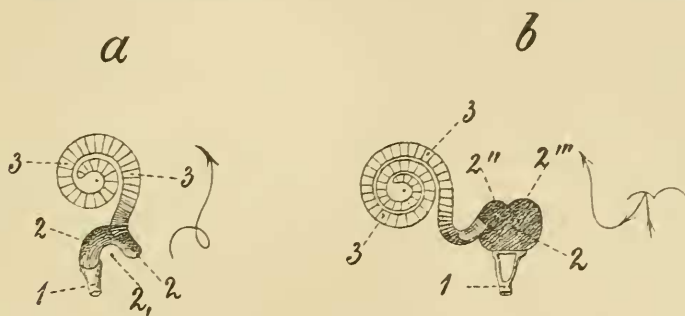


Fig. Z. Durchschnitt durch Steigbügel, Vestibulum und Scala vestibuli. Rechte Seite, ventrale Ansicht. 2:1. a von *Phocaena*, b vom Menschen. (Die neben der Figur stehenden Pfeile geben die Hauptrichtung der Molecularbewegung im Labyrinth an.) 1 Stapes, 2 Vestibulum, 2, Axe, um welche man sich das röhrenförmige Vestibulum des Wales gedreht denken kann, 2' Reecessus sphaericus, 2'' Reecessus ellipticus, 3 Scala vestibuli. NB. Nur bei *Phocaena* liegen in obiger Ansicht alle Gebilde schon an und für sich in einer horizontalen Ebene, beim Menschen aber musste die Scala vestibuli in der Figur erst in die horizontale Ebene gedreht werden.

den daneben stehenden Pfeil anzudeuten versucht habe. Ja, es würde in der mit Luft gefüllten Schnecke wahrscheinlich sogar eine totale Reflexion der Schallwellen eintreten, wie in einem geraden Sprachrohr. Denn einerseits ist der Einfallswinkel in einem spiralgig aufgewundenen Rohr stets gross, andererseits ist die Differenz der Fortpflanzungsgeschwindigkeit in Luft und Knochen eine grosse. Im Röhrenknochen (LUCAE) ist sie z. B. 9 Mal so gross, im Eisen 17 Mal so gross wie in der Luft. Für das Felsenbein kennen wir die Zahl nicht, sie dürfte sich wegen der elfenbeinartigen Härte eher dem Eisen als dem Röhrenknochen nähern. Wenn nun Schallwellen aus der Luft auf Wasser fallen, so tritt schon bei einem Einfallswinkel von etwa 14° (cf. VAN SCHAİK, p. 125) totale Reflexion ein, obwohl die Fortpflanzungs-

geschwindigkeit im Wasser 4mal so gross ist wie in der Luft. Wenn wir nun auch wegen unserer Unkenntniss des Einfallswinkels im Schneckenrohr und der Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Knochen des Labyrinths auf eine Berechnung der Verhältnisse verzichten müssen, so sind wir bei dieser Sachlage doch berechtigt, in einem mit Luft gefüllten Schneckenrohr eine totale oder nahezu totale Reflexion anzunehmen.

Füllen wir nun das Schneckenrohr mit Wasser, so werden die Verhältnisse für die totale Reflexion zweifellos ungünstiger wegen der geringern Differenz zwischen Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser und im Knochen. Sie können aber verbessert werden, wenn die Fortpflanzungsgeschwindigkeit im Knochen vermehrt wird, wenn er incompressibler gemacht wird. Das ist nun in der Labyrinthkapsel geschehen, und so sehe ich nun die zweite Erklärung für die auffallende Festigkeit der Labyrinthkapsel im Allgemeinen in der Verbesserung der Reflexion.

Es ist nun ganz zweifellos, dass beim Wal wegen der Unbeweglichkeit des Stapes die Schalleitung im Labyrinthwasser eine rein moleculare ist und dass die Reizung des Nervus cochlearis im CORTI'schen Organ durch diese Bewegung herbeigeführt wird, und zwar, wenn wir an der HELMHOLTZ'schen Theorie festhalten, durch Mitschwingen der Saiten der Membrana basilaris. Das letztere zu betonen scheint mir nothwendig zu sein, denn hier und dort findet man in der otologischen Literatur die Ansicht, dass in einem vollkommen mit Wasser gefüllten und allseitig durch feste Wände begrenzten Raum, wie es das Labyrinth bei der (pathologischen) Starrheit beider Labyrinthfenster beim Menschen und auch bei der physiologischen Starrheit beim Wal ist, das Phänomen des Mitschwingens nicht denkbar sei. Das ist aber nicht einzusehen, denn eine Umlagerung der Wassermoleküle, wie sie für das Schwingen gefordert werden muss, ist natürlich auch hier möglich. KAYSER hat das auch experimentell bewiesen: Er umgab die Platte des Sprechtelephons mit einer metallenen Kapsel, füllte die letztere vollkommen mit Wasser und verschloss sie fest. Sprach er gegen die verschlossene Kapsel, so wurden die Worte am Hörtelefon vernommen, ein Beweis dafür, dass eine allseitig vom Wasser umgebene Membran auch im vollkommen abgeschlossenen Raum schwingungsfähig ist. —

Beim Luftsäugethier ist der Vorgang bei der Schalleitung im Labyrinthwasser ein complicirterer, denn durch die Bewegung,

welche dem Steigbügel als Endglied der Gehörknöchelchenkette vom Trommelfell aus mitgetheilt wird, muss im Labyrinthwasser eine zweifache Bewegung entstehen. Denn wenn ein Körper gegen einen andern einen Stoss ausübt, so entsteht natürlich bei genügender Kraft des Stosses eine doppelte Bewegung des gestossenen Körpers, eine Massenbewegung und eine Molecularbewegung. Das ist an sich ja ganz selbstverständlich, indess ist es gut, hierauf etwas näher einzugehen, denn die Erfahrung hat mich wenigstens gelehrt, dass viele naturwissenschaftlich gebildete Menschen dieser fundamentalen Thatsache sich nicht genügend bewusst sind. Es scheint dies daran zu liegen, dass die gemeinsame Betrachtung beider Bewegungen in den Lehrbüchern der Physik nicht besonders angestellt wird, weil sie für die Physik von keiner besondern Bedeutung ist. Ich wenigstens fand ausser kurzen Bemerkungen bei VAN SCHAİK, p. 72, nichts über diesen Gegenstand bei den Physikern. Von den Physiologen aber widmet JOH. MÜLLER, p. 406, dem Thema eine kurze Betrachtung.

Die Molecular- und speciell die hier in Betracht kommende Molecularbewegung und die Massenbewegung sind durchaus verschiedener Art. Das wird uns am ehesten klar, wenn wir sie in folgenden 4 Punkten, welche mir die hervorstechendsten zu sein scheinen, einem Vergleich unterziehen. 1) Das Wesen dieser Molecularbewegung besteht, wie man annimmt, in longitudinal fortschreitenden Schwingungen der hypothetischen kleinsten Theilchen, der Moleküle, womit eine Verdichtung der Theilchen beim Vorschwingen und eine Verdünnung beim Rückschwingen verbunden ist. Diese Schwingungen rufen, vorausgesetzt, dass sie sich mit genügender Frequenz in der Secunde wiederholen, und dass ihre Intensität stark genug ist, in unser Ohr gelangt, eine Gehörsempfindung hervor, die wir Schall nennen. Das Wesen der Massenbewegung dagegen ist eine sichtbare oder auch fühlbare Bewegung einer Masse, d. h. einer Summe kleinster Theilchen. Dass nun diese kleinsten Theilchen sich bewegen müssen, wenn ihre Summe, die Masse, sich bewegt, ist klar. Diese Art der Bewegung der Moleküle aber deckt sich vollkommen mit der Bewegung der Masse selbst. Sie entbehrt also der Verdichtungs- und Verdünnungsschwingungen und fällt deshalb nicht unter den Begriff der Molecularbewegung im physikalischen Sinne. 2) Die Form der Fortpflanzung der Molecularbewegung ist die gerade Linie, ganz gleich, ob das Medium, in welchem die Fortpflanzung erfolgt, ein festes, flüssiges oder gasförmiges ist. Die Form der Massenbewegung ist eine sehr verschiedene, je nachdem der gestossene Körper fest, flüssig, oder gas-

förmig ist, je nachdem er wie das Pendel, die Saite, die Wellen des Wassers, gezwungen ist, immer in seine alte Lage zurückzukehren u. s. w. 3) Die Geschwindigkeit der Fortpflanzung der Molecularbewegung ist unabhängig von der Intensität des Stosses und ist für dasselbe Medium, gleiche Dichtigkeit resp. Elasticität desselben vorausgesetzt, eine constante. Die Geschwindigkeit der Massenbewegung ist ungemein wechselnd und zunächst abhängig von der Kraft des Stosses, ausserdem aber bei festen Körpern von dem Gewicht derselben und von ihrer Reibung an der Umgebung, bei flüssigen und gasförmigen aber von verschiedenen weitem, noch nicht genügend bekannten Momenten. 4) Die Beziehung der Moleküle zu einander wird durch die Molecularbewegung niemals verändert. Auch die Beziehung der Moleküle zur Umgebung ist, abgesehen von jenen minimalen Excursionen, ohne welche ein Schwingen unmöglich ist, nie verändert. Bei der Massenbewegung kann die Beziehung der Moleküle zu einander ebenfalls unverändert bleiben. Sie kann aber auch gestört sein, und zwar entweder vorübergehend, z. B. bei den Wasserwellen, oder dauernd, wenn z. B. ein fester Körper durch den Stoss verbogen oder gar zerbrochen wird. Die Beziehung der Moleküle zu ihrer Umgebung ist bei der Massenbewegung vorübergehend verändert, wenn der Körper gezwungen ist, in seine ursprüngliche Lage zurückzukehren, oder dauernd, wenn das nicht der Fall ist.

Durch das Experiment gelingt es leicht, den Nachweis der gleichzeitigen Erzeugung der Massen- und Molecularbewegung durch einen Stoss zu bringen, und zwar für alle drei Medien: 1) Schlage ich in einer mit Rauch angefüllten Atmosphäre zwei Bücher zusammen, so ist nur in der Nähe der Bücher eine Bewegung des Rauches — Massenbewegung — zu bemerken. Weithin aber, wo der Rauch ruhig bleibt, ist der Schlag hörbar — Molecularbewegung. Die Bewegung des Rauches erfolgt, je nach der Intensität des Schlages, verschieden schnell, jeden Falls aber mit sichtbarer Langsamkeit; der Schall aber pflanzt sich in der Luft ca 333 m in der Secunde fort. 2) Halte ich eine tiefe Stimmgabel von grosser Masse tönend in ein grosses, mit Wasser angefülltes Becken, und zwar nur mit einer Zinke, um die Gabel nicht zu schnell zum Abschwingen zu bringen, so sehe ich nur in nächster Nähe der Gabel eine complicirte Wellenbewegung — Massenbewegung des Wassers. Weithin aber, in die ruhenden Theile des Wassers, pflanzt sich die Molecularbewegung fort, hörbar vermittels einer Glasröhre („Conductor“ JOH. MÜLLER) oder eines Schlauches, dessen eines Ende ich in das ruhende Wasser tauche,

während ich das andere in den Gehörgang stecke, natürlich bei zugehaltenem andern Gehörgang, um das Hören per Luft auszuschliessen, Nebenbei bemerkt, gerathen die Wände des Beckens, wenn sie leicht schwingbar sind, durch die Addition der molecularen Stösse in fühlbare Mitschwingung. Dieser Versuch wird uns später bei der Betrachtung des Stosses des Steigbügels ins Labyrinthwasser grosse Dienste leisten. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Wellenbewegung des Wassers ist nun im Wesentlichen abhängig von der Tiefe des Wassers (Gebr. WEBER) und ist relativ sehr langsam, denn sie übersteigt selbst im Meere nicht die Geschwindigkeit von 13 m in der Secunde. Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Schalles im Wasser aber beträgt ca. 1435 m in der Secunde. 3) Setze ich eine tönende tiefe Stimmgabel mit ihrem Stiel auf einen Tisch, so geräth der Tisch durch Uebertragung der Stielschwingungen auf ihn in fühlbares Zittern — Massenbewegung. Halte ich dabei das Ohr an die Tischplatte, oder, um den Versuch den frühern analog zu gestalten, binde ich an ein Tischbein eine viele Meter lange Schnur und nehme das freie Ende der straff angezogenen Schnur zwischen die Zähne, so höre ich natürlich bei geschlossenen Ohren, um die Luftleitung auszuschliessen, den Ton der Gabel deutlich, ohne dass an dem Ende der Schnur die zitternden Bewegungen des Tisches fühlbar sind — Molecularbewegung. Das Hören geschieht hier per Knochenleitung, von der am Schlusse unserer Betrachtungen ausführlich die Rede sein wird.

Wenn also der Steigbügel in das Wasser des Labyrinth stösst, so muss in letzterm eine Massen- und eine Molecularbewegung entstehen. Wenn nun der Stoss des Steigbügels durch einen Ton erzeugt wird, so sind die Bewegungen einfache. Wird er aber durch ein Tongemenge erzeugt, so sind sie unendlich complicirter, und ich finde kein geeigneteres Vergleichsobject für den vorliegenden Fall als den Phonographen. Denn der Phonograph, d. h. in unserm Fall die Platte des Phonographen und der auf ihr angebrachte Stift, arbeitet bei der Uebertragung der Schallwellen der Luft auf die Walze, wenn auch lange nicht so fein, so doch nach demselben Princip wie das Trommelfell und die Gehörknöchelchen bei der Uebertragung der Schallwellen der Luft auf das Labyrinthwasser. Beim Phonographen bringt die Luft die Platte zum Mitschwingen, zur Beugungsschwingung, zur Massenbewegung in Form von verschiedenen angeordneten Knoten und Bäuchen. Dieser Massenbewegung folgt der Stift und gräbt in die Walze die complicirten Bewegungen der Platte in Form von entsprechenden Linien ein. Er schält dabei aus der

Walze Wachsfäden aus, und diese Aushebung von Wachsmassen ist die Massenbewegung, welche er in der Walze hervorbringt. Durch die Stöße des Stiftes müssen natürlich auch entsprechende moleculare Stöße in der Walze entstehen. Wir müssten also den so übertragenen Schall naturgetreu hören, wenn wir unser Ohr auf die rotirende Walze legen könnten oder wenn wir MADER's Mikrophon verwendeten, vorausgesetzt, dass das Wachs ein guter Schalleiter ist. Wir könnten aber dieses Experiment demjenigen mit der tönenden Stimmgabel ähnlich machen, wenn wir den Stift des Phonographen statt gegen die Walze in Wasser halten würden. Wir würden dann vermittels des KAYSER'schen Wassertelephons die übertragenen Molecularwellen höchst wahrscheinlich mit Leichtigkeit hören und ausserdem, wenn auch nur minimale, Wasserverschiebungen in der Nähe des Stiftes sehen können. Wenn also bei der Schallübertragung durch den Phonographen und durch das Trommelfell in der Walze und in dem Labyrinthwasser dieselben Bewegungen entstehen, so ist die Nutzenanwendung, welche die Apparate von diesen Bewegungen machen, eine absolut entgegengesetzte. Der Phonograph ist construirt, die Massenbewegungen, d. h. die in die Walze eingetragenen Schwingungscurven zu benutzen. Er benutzt aber die im Momente des Eingrabens entstehende Schallbewegung nicht. Das Ohr hingegen benutzt zur Erregung des CORTI'schen Organs die Molecularbewegung, welche der Steigbügel im Labyrinthwasser durch seine Stöße hervorruft. Es sucht sich aber der bei der schwierigen Uebertragung der Luftschallwellen auf das Labyrinthwasser zwar nothwendigen, aber zur Erregung des CORTI'schen Organs überflüssigen Massenbewegung des Labyrinthwassers nach Möglichkeit zu entledigen. —

Das ist nun der Gedankengang, den wir jetzt weiter verfolgen wollen. Die Massenbewegung des Labyrinthwassers ist keine Wellenbewegung des Wassers, wie beim Stimmgabelversuch, denn zu einer Wellenbewegung, d. h. einem Auf- und Niedergehen des Wassers, gehört eine freie Wasseroberfläche, welche im Labyrinth nicht vorhanden ist. Sie ist vielmehr ein Hin- und Herströmen des Wassers, jedoch von complicirter Art, hervorgerufen durch die complicirte Art der Bewegung des Steigbügels. Wir analysiren dieselbe, indem wir sie in ihre beiden Componenten, eine Hebel- und eine Stempelbewegung, zerlegen:

Die Hebelbewegung hat eine einfache Schiefstellung des Steigbügels zur Folge. Diese Schiefstellung kann eine zwiefache sein: Wie

HENKE und VON HELMHOLTZ nachwiesen, hebt sich bei dem Einwärtsrücken des Hammergriffs das Ende desselben, mit ihm aber auch das Ende des langen Ambosschenkels und schliesslich das Köpfchen des Steigbügels. Daraus resultirt eine Schiefstellung der Steigbügelplatte nach unten, und die Drehung der Platte erfolgt um eine sagittale Axe. Das Einwärtsrücken des Hammergriffs aber kann bewirkt werden sowohl durch die Schallwellen, welche das Trommelfell treffen, als auch durch die Contraction des *M. tensor tympani*. Ferner aber wird die Steigbügelplatte auch durch Zug des *M. stapedius* schief gestellt, und zwar nach vorn, und die Drehung der Platte geht hierbei um eine verticale Axe vor sich. Die Einwirkung auf das Labyrinthwasser ist bei diesen beiden Hebelbewegungen natürlich eine im Princip gleiche, und es genügt daher, um diese Wirkung zu veranschaulichen, nur eine derselben zu betrachten, z. B. diejenige um die sagittale Axe. Um die reine Hebelwirkung zu illustriren, muss man nun annehmen, diese Axe liege fest und theile die Steigbügelplatte in eine obere und untere Hälfte (Fig. AA a). Es würde dann bei der Schiefstellung auf der einen Seite immer genau so viel von der Platte aus dem Vestibulum herausgehoben, wie auf andern Seite in dasselbe hineingedrückt wird. Eine Volumenvermehrung im Vestibulum würde auf diese Weise also niemals eintreten, und deshalb wäre für diese Bewegungsart keine Ausweichsstelle nöthig, und der Apparat würde auch bei sonst vollkommen geschlossener Labyrinthkapsel functioniren. Die Bewegungen aber, welche durch diesen Apparat im Labyrinthwasser entständen, wären: 1) eine Massenverschiebung des Wassers, ein Hin und Herfliessen desselben allein im Bereich der sich drehenden Platte: 2) eine moleculare Bewegung im Wasser, Schallwellen, welche sich durch das ganze Labyrinth fortpflanzen wird. Sie ist in der Richtung des Stosses des Steigbügels am stärksten, wie ja auch die Schallschwingungen in der Luft in der direct in der Schallrichtung liegenden Linie am stärksten sind. Die stärkste Ausnutzung der Schallwellen im Labyrinth wird aber eintreten, wenn der Hauptschallstrahl in die Schnecke gelangt. Um dorthin zu kommen, muss er nun im Vestibulum der Landsäugethiere einen andern Weg einschlagen als im Vestibulum des Wales. Denn bei den Landsäugethieren sowohl wie beim Menschen liegt, wovon ich mich beim Rind, Schaf, Pferd und Hund überzeugt habe, der Eingang in die Scala vestibuli an der Aussenseite des Vestibulums (s. Fig. Z b), also an derselben Seite wie die Fenestra ovalis resp.

die Steigbügelplatte. Die Wellen des Hauptschallstrahles müssen also von der medialen Wand des Vestibulums, gegen welche sie zuerst anprallen, in den Eingang zur Scala vestibuli reflectirt werden. Die mediale Wand ist nun zweigetheilt, in den vordern Recessus sphaericus und den hintern Recessus ellipticus. Die Steigbügelplatte liegt aber dem beide theilenden Knochenrand gegenüber. Sie liegt aber auch höher als der Eingang in die Scala vestibuli. Die ruhende Steigbügelplatte liegt also, was Reflexion anbelangt, nicht günstig zum Eingang in die Schnecke. Diese ungünstige Lage kann nun verbessert werden durch die doppelte Hebelbewegung der Stapesplatte: durch die Schiefstellung nach vorn wird die moleculare Bewegung der hintern Hälfte des Recessus sphaericus, durch die Schiefstellung nach unten der untern Hälfte zugeworfen. Ich will hiermit nur die hohe Wahrscheinlichkeit betonen, dass die Reflexion in den Schneckeneingang hierdurch begünstigt werden muss. Der exacte physikalische Beweis aber muss an einem gut vergrößerten Modell erbracht werden, denn wegen der Kleinheit der ganzen Verhältnisse kann die Construction des Ein- und Ausfallswinkels durch das blossе Augenmaass täuschen.

Nun kann die Schiefstellung der Platte nach unten, wie erwähnt, durch den *M. tensor tympani*, nach vorn durch den *M. stapedius* ausgeführt werden; es kann also die Einstellung der Stapesplatte auf die günstigste Reflexionsstelle im Vestibulum durch die vereinte Wirkung beider Muskeln erzielt werden. Diese combinirte Thätigkeit beider Muskeln wird willkürlich beim sog. Lauschen von Statten gehen, und thatsächlich ist es schon mehrfach, z. B. von GOTTSTEIN, ausgesprochen worden, dass der Stapedius wohl ein Lauschmuskel sei. Das hat auch eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, weil er sowohl wie die Muskeln des äussern Ohres vom *Facialis* innervirt werden und weil wir bei vielen Thieren, z. B. beim Pferde, bemerken, dass sie bei einem verdächtigen Geräusch ihre Ohrmuscheln der Schallquelle zuwenden. Hierzu kommt die neuerdings von OSTMANN constatirte und bereits erwähnte Beobachtung der Stapediuscontraction beim lauschenden Hunde. In diesem Sinne also kann man beiden Muskeln eine accommodative Thätigkeit einräumen, d. h. also die Thätigkeit, die Schallreflexion im Vestibulum auf ihr Optimum einzustellen, und zwar willkürlich, ohne Abhängigkeit von der Qualität und Quantität des zuge-

führten Schalles. Das Fixiren eines Geräusches mit dem Ohr und das Fixiren eines Gegenstandes mit dem Auge wären also analoge Processe, jedoch durch verschiedene physikalische Processe hervorgebracht, beim Ohr durch Aenderung der Reflexion, beim Auge durch Aenderung der Brechung. Im Ganzen also scheint mir die Schalleitung im Labyrinth mit ähnlicher Präcision zu verlaufen wie die Lichtleitung im Auge, und das hat man sich bisher nicht derart vorgestellt.

Ich möchte noch betonen, dass die Annahme der Verbesserung der Reflexion im Vestibulum durch die Schiefstellung des Steigbügels mir deshalb von besonderm Werth zu sein scheint, weil sie von der vergleichenden Anatomie als Basis ausgeht, denn die einzig plausible Erklärung für den röhrenförmigen Umbau des Walvestibulums ist doch die, dass nach Fortfall der Bewegungsfähigkeit der Stapesplatte das feine Hören dem Wale bei Beibehaltung des ampullenartigen Vorhofs unmöglich geworden wäre und dass die Umwandlung in die Röhrenform diesen Misstand zu bessern trachtet. Der Unterschied ist nur der, dass beim Wal die Reflexion, unabhängig von seinem Willen, stets auf das Optimum eingestellt ist, dass beim Landsäugethier und beim Menschen die Einstellung aber der Willkür unterliegt.

Nun erfolgt aber, wie bemerkt, ausser der bisher betrachteten Hebelbewegung auch noch eine Stempelbewegung der Steigbügelplatte, d. h. die durch die Aufwärtsbewegung des Hammergriffs schief gestellte Stapesplatte wird durch die gleichzeitig hiermit verbundene Einwärtsbewegung des Hammers auch in das Vestibulum hineingestossen. Diese Bewegung kann natürlich, um es zu wiederholen, sowohl durch die Schallwellen hervorgerufen werden, die auf das Trommelfell treffen, als auch durch die Contraction des Tensors. Da nun Wasser so gut wie incompressibel ist (50 : 1000000 bei 1 Atmosphäre Druck), so musste, um diese Bewegung zu ermöglichen, eine Ausweichstelle für das Labyrinthwasser geschaffen werden, und als diese ist zunächst die Membran des runden Fensters zu betrachten, wenn man, wie es allgemein mit Recht geschieht, annimmt, dass die Aquäducte bei den Säugethieren wegen ihrer Enge dem Ausweichen einen zu grossen Widerstand entgegensetzen. Die Stempelbewegung führt wiederum zu einer molecularen und zu einer Massenbewegung im Labyrinthwasser. Die moleculare wird mit der gleichzeitig durch die Hebelbewegung erfolgenden molecularen Bewegung natürlich ein Ganzes bilden und mit ihr denselben Weg einschlagen. Die Massen-

bewegung ist ebenfalls keine Wellenbewegung, sondern wiederum ein Hin und Hergeschobenwerden eines Theiles des Labyrinthwassers, jedoch eines andern Theiles als bei der Hebelbewegung. Um uns zu veranschaulichen, welcher Theil des Wassers hin und her geschoben wird, gehen wir wiederum von ganz einfachen Verhältnissen aus. Die Stempelspritze in Fig. AA b sei an ihrer Spitze durch eine nachgiebige Membran, die Membran des runden Fensters (7), geschlossen. Das Spritzenrohr habe eine kugelige Erweiterung, das Vestibulum (2), und ein gekrümmtes Seitenrohr, die Schnecke. Das Seitenrohr sei durch eine feste Wand, das Homologon der Lamina spiralis ossea, der Länge nach in die Scala vestibuli (4) und Scala tympani (6) getheilt, die Theilung erreiche nicht ganz die Spitze, so dass hier eine Communication, das Helicotrema (5), bleibe; jedoch gehe die Lamina spiralis ossea zunächst einmal bis zur lateralen Wand der Schnecke durch, so dass das Helicotrema also die einzige Communication zwischen den

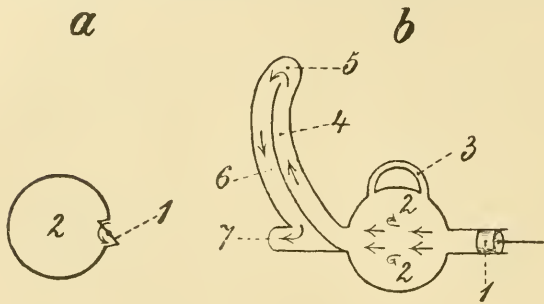


Fig. AA. Schemata zur Massenbewegung des Labyrinthwassers durch die Bewegungen des Steigbügels. a Durch seine Hebelbewegung, b durch seine Stempelbewegung. Die Pfeile geben die Richtung der Massenverschiebung an. 1 Stapes, 2 Vestibulum, 3 Bogengang, 4 Scala vestibuli, 5 Helicotrema, 6 Scala tympani, 7 Membrana fenestrae rotundae.

Scalen sei. Bewegt man nun den Stempel (1) hin und her, so wird die Flüssigkeitssäule zwischen ovalem Fenster, Vestibulum, Scala vestibuli, Helicotrema, Scala tympani hin und her geschoben. Was speciell im Vorhof seitwärts von dieser bewegten Wassersäule liegt, bleibt still, und nur in der Begrenzungsschicht, in welcher das Wasser zerrissen wird, entsteht eine Kreisbewegung (Wirbelbewegung, v. HELMHOLTZ). Die Vorhofsgebilde, besonders aber der Sacculus, liegen ausserhalb der Stromlinie. Bewegt wird lediglich Perilymphe.

Wären nun alle Theile des Apparats auf der Wasserstrecke, die bewegt wird, im Querschnitt so weit, wie die Fläche der Fenestra ovalis resp. die Stapesplatte gross ist, so würden der Stempelbewegung des Stapes weiter keine Hindernisse im Wege stehen als die Reibung der Flüssigkeit in dem Apparat, der Widerstand der Membran des runden Fensters und die Schwere der Flüssigkeitssäule, und die Stempelbewegung würde mit möglichster Leichtigkeit von Statten gehen. Nun

ist aber das *Helicotrema* erheblich kleiner als die *Stapesplatte*; dadurch tritt aber eine Erschwerung der Vorwärtsschiebung der Flüssigkeitssäule vom *Foramen ovale* bis zum *Helicotrema* ein, also auch eine erschwerte Bewegung des *Steigbügels*, die aber nicht im Einklang stehen würde mit dem Zweck, welcher mit der leicht beweglichen Einrichtung der *Gehörknöchelchen* verfolgt wird. Diese Erschwerung kann nun aufgehoben werden, wenn auf dieser Strecke der Flüssigkeit die Möglichkeit geboten wird, auszuweichen. Diese Möglichkeit ist nur im *Ductus cochlearis* gegeben, soweit seine Wände membranös sind, also in der *Membrana Reissneri* und der *Membrana basilaris*. Die erstere ist nun äusserst zart und kann leicht ausweichen. Wie steht es aber mit der *Membrana basilaris*? Das ist eine sehr wichtige Frage. Ueber den Widerstand, welchen diese Membran einem Druck entgegen stellen kann, wissen wir wegen der Kleinheit der Verhältnisse direct nichts. Sie ist zwar dünn, aber auch nachgiebig? Zunächst sind die einzelnen, glashellen, drehrunden, nahe an einander liegenden Saiten, obwohl dünn, doch starr, das wissen wir. Ihre Spannung kennen wir nicht, doch können wir uns eine Vorstellung von ihr machen aus dem Bau des *Spannapparats*, des *Lgt. spirale*. Dieses ist überaus dick, von festen Bindegewebsfasern gebildet, die zum grössern Theil dem Ansatz der *Membrana basilaris* zustreben. Daraus schliessen wir, dass die Saiten der *Membrana basilaris* scharf gespannt und wenig nachgiebig sind. Angenommen selbst, sie wären nun nicht so fest gespannt, dass sie dem *Steigbügelstoss* nicht nachgeben könnten, so würden sie doch nur nachgeben, wenn keine leichter zu bewegendende Masse von genügendem Volumen im *Ductus cochlearis* vorhanden wäre.

Diese Masse erblicke ich nun in dem Blut der *Stria vascularis*. Die *Stria vascularis* ist jenes räthselhafte Organ im *Ductus cochlearis*, welches im Wesentlichen aus *Capillaren* besteht, die die Eigenthümlichkeit besitzen, bis an (*LEIMBACHER*) das einschichtige, leicht zerfallende, einer *Basalmembran* entbehrende *Epithel* vorzudringen. Gerade in dieser ungeschützten Lage der *Capillaren*, die so oberflächlich ist, dass man bis kürzlich fast allgemein annahm, dass die *Capillaren* sogar bis in das *Epithel* vordringen, erblicke ich die Leichtigkeit, mit welcher das Blut aus denselben gedrückt werden kann. So hätten denn die *Capillaren* der *Stria* die doppelte Function, die bisher für sie angenommene Function der *Lymphfiltration* für den *Ductus cochlearis* und die

Function, durch ihre leichte Zusammendrückbarkeit dem Steigbügel die Möglichkeit der leichten Bewegung zu geben. Diese doppelte Function der Stria wäre der Function des Proc. ciliaris im Auge vergleichbar, welche nach RABL nicht sowohl in der Ausscheidung des Kammerwassers, als besonders in der Regulirung des intraoculären Druckes zu erblicken ist. —

Die Uebertragung der Schallwellen der Luft aufs Trommelfell kommt dadurch zu Stande, dass die Fasern des Trommelfells durch dieselben zum Mitschwingen gebracht werden, ähnlich wie nachher durch die molecularen Stösse des Steigbügels ins Labyrinthwasser die Basilarfasern mitschwingen, und es fragt sich nur, ob es im Trommelfell, wie in der Basilmembran, auch auf verschiedene Töne abgestimmte Fasern giebt. Das ist ja höchst wahrscheinlich wegen der verschiedenen Länge der Radiärfasern des Trommelfells, und es ist auch verschiedentlich nachgewiesen, dass bei Tönen von verschiedener Höhe verschiedene Quadranten des Trommelfells mitschwingen. Die schwingenden Radiärfasern des Trommelfells, die sich ja alle an den Hammer ansetzen, bewegen nicht nur wegen ihrer eigenthümlichen Krümmung den Hammer mit grosser Kraft (VON HELMHOLTZ), sondern müssen in ihm auch entsprechende moleculare Bewegungen hervorbringen. Das geht ja aus unserer Auseinandersetzung über den Stoss eines Körpers gegen einen andern hervor. Es sind dies die molecularen Wellen, die JOH. MÜLLER als die zur Erregung des CORTI'schen Organs bestimmten ansah. Zu ihnen werden sich diejenigen molecularen Wellen gesellen, welche aus der Luft auf den Hammer übergehen ohne Vermittlung des Trommelfells, Wellen, wie sie jeder Körper in mehr oder minderer Stärke aufnimmt. Es fragt sich nun, ob anzunehmen sei, dass die Summe dieser molecularen Wellen durch Amboss und Steigbügel hindurch bis ins Labyrinthwasser gelangen, wo sie mit den durch den Stoss des Stapes im Labyrinthwasser erzeugten molecularen Wellen denselben Weg zum CORTI'schen Organ einschlagen müssten. Da nun einerseits bei der straffen Fügung der Knöchelchen der Kette die Bewegung des Hammers momentan eine solche des Stapes hervorrufen muss und andererseits die Fortpflanzung der molecularen Wellen vom Hammer zur Stapesplatte eine gewisse, wenn auch sehr kleine Zeit beanspruchen würde, so muss man doch sagen, dass die beiden molecularen Bewegungen im Labyrinthwasser nicht gleichzeitig ablaufen und zum CORTI'schen Organ gelangen könnten und dass somit der

ganze Apparat keinen Präcisionsapparat darstellen könnte, wie es doch thatsächlich der Fall ist. Dieses Bedenken lässt es wahrscheinlich erscheinen, dass die gedachten molecularen Schwingungen in der Kette nach Möglichkeit ausgelöscht werden. Das beweisen ja auch die unendlich feinen und mühsamen Untersuchungen MADER'S. MADER fand nämlich vermittels seines Ohrmikrophons, dass die Molecularbewegung in der Kette von aussen nach innen immer schwächer und im Stapes sehr schwach wird. Der ganze Bau der Gehörknöchelchenkette ist nun ganz dazu angethan, die moleculare Fortleitung zu erschweren: Die Gliederung der Kette, die bis zur Grenze der Möglichkeit getriebene Dünnhheit der Knöchelchen und ihre Markhaltigkeit. Endlich scheint auch die ungleiche Länge der Stapesschenkel geradezu dem Zweck zu dienen, die moleculare Leitung durch Interferenz zu schwächen.

So bleibt also die Auffassung v. HELMHOLTZ'S zu Recht bestehen: die Gehörknöchelchenkette ist ein Hebelapparat, welcher geeignet ist, die durch die Schallwellen der Luft erzeugten Bewegungen des Trommelfells unter Verstärkung der Kraft und Verminderung der Excursion auf das Labyrinthwasser zu übertragen. Die Einschiegung einer solchen Maschine zwischen Luft und Wasser aber ist nothwendig, da die directe moleculare Uebertragung von Schallwellen der Luft auf das Wasser sehr mangelhaft ist. Da nun das Wesen des ganzen Apparats nicht darin besteht, die molecularen Wellen der Luft als solche direct auf das Labyrinthwasser einfach zu übertragen, sondern sie erst in Massenbewegung und dann im Labyrinth wieder in Molecularbewegung umzusetzen, so ist es physikalisch richtiger, Trommelfell und Gehörknöchelchen nicht als Schalleitungsapparat, sondern ganz allgemein als Schallübertragungsapparat zu bezeichnen. —

Es giebt über die Schalleitung im Labyrinth in Kürze folgende Ansichten: JOH. MÜLLER (1840) hält sie für eine moleculare. Die Massenbewegung kannte er noch nicht, da er die Bewegung des Stapes noch nicht kannte. VON HELMHOLTZ (1862) sagt von der Verschiebung des Wassers Folgendes: „Die Flüssigkeit des Labyrinths hat nur einen Ausweg, wohin sie vor dem Druck des Steigbügels ausweichen kann, nämlich das runde Fenster mit seiner nachgiebigen Membran. Um dahin zu gelangen, muss aber die Labyrinthflüssigkeit entweder durch das Helicotrema, die enge Oeffnung in der Spitze der Schnecke, hinüberfliessen, von der Vorhofstreppe zur Paukentreppe, oder, da hierzu bei den Schallschwingungen wahrschein-

lich nicht genügende Zeit ist, die membranöse Scheidewand der Schnecke gegen die Paukentreppe hindrängen.“ Ob VON HELMHOLTZ sich nun vorgestellt hat, dass durch diese Verdrängung der Basilar­membran die Endzellen des Nervus cochlearis gereizt werden, oder ob er geglaubt hat, dass das durch gleichzeitige Molecularbewegung geschehe, darüber lässt uns der geniale Forscher vollkommen im Zweifel. Dass er aber an moleculare Reizung gedacht hat, lässt sich annehmen, weil er seine ganze Theorie doch auf die Annahme des Mitschwingens der Membrana basilaris gebaut hat, also auf eine moleculare Theorie. HENSEN (1880) und GAD (1892) stützen sich im Wesentlichen auf HELMHOLTZ, erklären sich aber offen für eine Erregung durch Massenverschiebung. Sie sprechen sich auch darüber aus, wie sie sich die Erregung bestimmter Gruppen von Saiten durch diese Kraft vorstellen. HENSEN meint, die abgestimmten Streifen der Membrana basilaris werden am ausgiebigsten der Wasserbewegung nachgeben, die Stelle der geraden Theiltöne am wenigsten. GAD glaubt, dass durch eine Art Schlauchwelle die Membrana basilaris zum Schwingen gebracht werde. Aus der Thatsache aber, dass bei der Stapesankylose und bei andern Zuständen, wo eine Massenbewegung fehlt, doch noch oft gehört werde, schliesst er, dass die Erregung auch durch moleculare Wellen geschehen könne. Das scheint ja nun zunächst paradox zu sein. Betrachtet man aber den Schwingungszustand der Basilarfasern ganz allgemein als den für die Erregung des CORTI'schen Organs adäquaten Reiz, so muss man sagen, dass es gleichgültig ist, ob die Basilar­membran durch Massenbewegung oder durch Molecularbewegung in Schwingung versetzt wird. BEZOLD ist unbedingter Anhänger der Erregung durch Massenbewegung und wendet sich besonders auch gegen die dualistische Anschauung von der Erregbarkeit des Acusticus. ZIMMERMANN (1900) glaubt an moleculare Erregung, die dem Labyrinthwasser durch das Promontorium hindurch zugeführt werde, SECCHI (1902) an eine solche durch das runde Fenster. Beide halten den Trommelfellapparat ausschliesslich für einen Accommodationsapparat. Die andern Autoren nähern sich der einen oder der andern der vorgetragenen Ansichten, ohne neue Gesichtspunkte zu haben. —

Unter den klinischen Untersuchungsmethoden des menschlichen Ohres ist die Prüfung der „Knochenleitung“ mittels der Stimm­gabel von hervorragender Bedeutung. Setzt man nämlich eine schwin­gende Stimm­gabel mit ihrem Stiel auf den Schädel, so hört man sie deutlich, jedoch viel kürzere Zeit, als wenn man sie mit den Zinken oder, um die Anordnung im Experiment gleich zu machen, mit dem

Stiel kurz vor den Gehörgang hält. SCHWABACH hat es nun zuerst ausgesprochen, dass durch Erkrankung des nervösen Apparats die Knochenleitung verkürzt, durch Erkrankung des Schalleitungsapparats aber verlängert wird. Vielfache klinische Erfahrung hat die Richtigkeit dieser Behauptung bestätigt, und Einwände gegen dieselbe, wie sie z. B. von JACOBSON erhoben werden, sind wegen ihrer vagen Natur unhaltbar. Natürlich muss man in Betracht ziehen, dass dort, wo unsere sonstige klinische Untersuchung eine zweifellose Schädigung des Schalleitungsapparats nachweist, ausserdem auch eine Schädigung des Labyrinths vorliegen, und dass in diesen combinirten Fällen, trotz Schädigung des Schalleitungsapparats, verkürzte Knochenleitung vorhanden sein kann. Unter dieser Einschränkung aber gilt es dem Ohrenarzt als ein wichtiges Axiom: verkürzte Knochenleitung weist als Grund für eine Schwerhörigkeit eine Erkrankung des schallpercipirenden Apparats, verlängerte Knochenleitung aber eine Erkrankung des schalleitenden Apparats nach.

Eine allseitig befriedigende Erklärung für das Phänomen der Knochenleitung im Allgemeinen und der verlängerten Knochenleitung im Besondern giebt es bisher trotz vielfacher Versuche nicht, und es fragt sich, ob wir an der Hand unserer Ansicht über die Schalleitung zu einem annehmbareren Resultat gelangen können. Das scheint mir nun der Fall und quasi eine Probe auf die Richtigkeit unserer Auffassung der Schalleitung zu sein.

Wir betrachten zunächst die Knochenleitung bei normalem Gehör. Vorausbemerkt werden muss, dass sich zur Untersuchung der Knochenleitung hohe Stimmgabeln nicht eignen, weil sie einen so intensiven Ton erzeugen, dass man nicht mit Sicherheit beurtheilen kann, ob man die Gabel per Knochen oder per Luft hört. Man hat deshalb tiefe bis mittlere Stimmgabeln zu wählen, die nur einen schwachen Ton von sich geben. Die Höhe der Stimmgabel liegt je nach der Neigung und Erfahrung der verschiedenen Untersucher zwischen A und c². Diese Stimmgabeln haben nun die gemeinsame Eigenschaft, dass die schwingenden Zinken den Stiel in starke Longitudinalschwingungen versetzen und dass diese sich wiederum dem Schädel mittheilen. Diese Massenbewegung des Schädels ist sehr deutlich wahrzunehmen, nicht nur vom Untersuchten, sondern auch vom Untersucher, wenn er seine Hand auf den Kopf des Untersuchten legt. Das sind also Massenschwingungen des Schädels, und jeder einzelne Punkt der compacten Knochenkapsel muss mitschwingen. Es müssen also auch die Ansatz-

punkte der Radiärfasern des Trommelfells am Annulus tympanicus mitschwingen und in Folge dessen auch das ganze Trommelfell und die Gehörknöchelchenkette, ja, bei dem labilen Zustande dieses Apparats sogar mit erheblicherer Excursion als der Schädel selbst. Dieses a priori anzunehmende Mitschwingen des Schalleitungsapparats ist auch bewiesen durch experimentelle Untersuchungen LUCÆ's und POLITZER's. Die Grösse der Mitschwingung wird im Wesentlichen davon abhängig sein, ob die Richtung der Erschütterung senkrecht auf die Ebene des Trommelfells oder parallel zu ihr erfolgt. Man kann sich dieses sehr schön klar machen mittels eines Tambourins. Führt man einen Schlag mit der Hand auf die Breitseite des hölzernen Rahmens, so ertönt das Instrument nur schwach, schlägt man aber gegen die Kante, so ertönt es stark. Es schwingt also das Trommelfell am gesunden Ohr durch die Stimmgabel vom Knochen aus in gleicher oder doch ähnlicher Weise wie von der Luft aus, und in gleicher Weise stösst die Stapesplatte ins Labyrinthwasser und setzt durch moleculare Bewegung desselben unter Eliminirung der Massenbewegung die Basilarfasern in Schwingung. — Es tritt nun besonders bei Stimmgabeln von geringerm Gewicht ein Zeitpunkt ein, wo die Schwingungen der Zinken nicht mehr genügen, den Stiel, geschweige denn den Schädel in Massenschwingungen zu versetzen. Trotzdem aber hört man den Ton der Gabel vom Knochen aus noch auf längere oder kürzere Zeit. In diesem Stadium muss also die Erregung des CORTI'schen Organs von einer andern Kraft ausgelöst werden: die Schwingungen der Zinken rufen ausser der Massenbewegung auch eine Molecularbewegung im Stiel hervor. Man kann sie mittels des Gehörs nachweisen, wenn man den Stiel der Gabel in der Richtung des Gehörgangs vor denselben hält. Setzt man nun die Stimmgabel auf den Knochen, so muss natürlich auch die moleculare Bewegung der Gabel auf den Knochen übergehen, und so haben wir denn bei der Betrachtung der sogenannten Knochenleitung ausser der Massenbewegung auch die Molecularbewegung des Schädels zu betrachten. Sie muss das CORTI'sche Organ entweder direct vom Knochen aus erreichen mit Umgehung des Labyrinthwassers oder durch das letztere hindurch. Für die Reizung des CORTI'schen Organs ist der erste Weg der minderwerthige, was besonders daraus hervorgeht, dass die Knochenleitung bei Fixirung des Schalleitungsapparats (cf. später) verstärkt ist, ohne dass der Knochen eine Veränderung erfahren zu haben braucht. Es bleibt als Hauptweg der Weg

durch das Labyrinthwasser, und es fragt sich nun, wie wir uns diesen Weg des Nähern zu denken haben: Setzt man die Stimmgabel z. B. auf den Warzenfortsatz oder in nächster Nähe des Gehörgangs auf den Schädel, so werden die molecularen Wellen, welche von der Stimmgabel ausgehen, zum Labyrinth von aussen nach innen gelangen, also transversal das Felsenbein durchsetzen. Das Ringband und die Stapesplatte stehen aber senkrecht zu dieser Richtung. In dieselben wird der Schall natürlich ebenfalls fortgeleitet, doch nimmt die moleculare Bewegung in ihnen nicht etwa die Richtung, wie sie diese Gebilde haben, also eine longitudinale Richtung an, sondern sie behält nach SAVART's Untersuchungen der molecularen Fortpflanzung in Platten, die in einem Winkel zusammenstossen, die ursprünglich transversale Richtung bei. Die molecularen Bewegungen in der Stapesplatte treffen also die Labyrinthfläche der Platte senkrecht und werden deshalb mit Leichtigkeit in das Labyrinthwasser übergehen, und zwar in derselben Richtung, in welcher die vom Knochen aus bewegte und in das Labyrinthwasser stossende Stapesplatte die molecularen Wellen in das Labyrinthwasser entsendet. Beide schlagen also gemeinsam im Labyrinthwasser die zur Erregung des CORTI'schen Organs günstigste Richtung ein, gelangen also zur medialen Vestibularwand und werden von ihr in den Eingang zur Scala vestibuli reflectirt. Der Uebergang von Schallwellen vom Knochen auf die Stapesplatte wird aber bei gesundem Ohr erleichtert werden, wenn beim Lauschen auf das Ausklingen der auf den Schädel aufgesetzten Stimmgabel der Stapes ins Labyrinth hineingedrückt und das Ringband dadurch stärker angespannt wird, denn wir wissen, dass eine straffere Schnur besser leitet als eine schlaffe. Diese moleculare Bewegung addirt sich nun, solange die Massenschwingung des Schädels dauert, zu der molecularen Bewegung, welche durch den stossenden Steigbügel im Labyrinthwasser erzeugt wird, übernimmt dann aber später allein die Erregung des CORTI'schen Organs. — Setze ich nun die Stimmgabel auf einen andern Punkt des Schädels, z. B. den Scheitel oder das Hinterhaupt, so höre ich sie schwächer. Die Erklärung ist leicht zu geben: die Schallwellen gehen vom Stimmgabelstiel strahlenförmig aus, die mittlern Strahlen werden bei diesem Ansatzpunkt der Stimmgabel in das Gehirn eindringen, und es fragt sich nur, ob sie bei der geringen Consistenz dieses Organs in demselben nicht ganz und gar vernichtet werden. So geht also dieser

Theil der Schallwellen für das Ohr im Allgemeinen verloren. Nur die Randstrahlen werden vom Knochen unter mehrfacher Reflexion an der Knochenoberfläche in ihm fortgeleitet, gelangen zum Theil zum Warzenfortsatz resp. zur nähern Umgebung des Gehörgangs und von hier aus in derselben transversalen Richtung zum Labyrinth, als wenn die Gabel ursprünglich an einer dieser Stellen aufgesetzt worden wäre.

Die Knochenleitung am schwerhörigen Ohr ist leicht verständlich bei Erkrankung des nervösen Apparats. Die hier vorhandene Verkürzung der Knochenleitung ist ebenso wie die Verkürzung der Luftleitung auf eine verminderte Erregbarkeit der percipirenden Elemente zurückzuführen, woran kaum Jemand gezweifelt hat. Man könnte höchstens die Frage aufwerfen, ob bei reiner Erkrankung des Schalleitungsapparats nicht auch gelegentlich einmal eine Verkürzung der Knochenleitung vorhanden sein könnte. Aus unsern Auseinandersetzungen geht hervor, dass dem so sein könnte, wenn das Ringband des Steigbügels pathologisch erschlafft wäre. Eine derartige Erschlaffung wäre am ehesten denkbar bei traumatischen Einflüssen und bei acutem Mittelohrkatarrh, bei dem Verkürzung in der That nicht selten beobachtet werden kann. — Die Erklärung der Verlängerung der Knochenleitung wird uns nach unsern Betrachtungen der physiologischen Knochenleitung wenig Schwierigkeiten bereiten. Bei allen hier in Betracht kommenden Veränderungen des Mittelohres, Exsudatansammlung in der Pauke, einfacher Einziehung des Trommelfells, Perforation oder gar Verlust desselben, genuiner Stapesankylose etc. ist nämlich eine Fixirung (BEZOLD) des ganzen Gehörknöchelchenapparats oder wenigstens eine solche der Stapesplatte vorhanden. Das schwingungsunfähigere Trommelfell resp. die Stapesplatte kann also bei der Erschütterung des Kopfes durch die Stimmgabel nur in geringerm Maasse in Schwingungen versetzt werden als am gesunden Ohr, was auch aus den Experimenten LUCÆ's und POLITZER's hervorgeht. Käme die Erschütterung bei der Knochenleitung also allein in Betracht, so müsste die letztere bei den genannten Zuständen verkürzt sein. Wenn sie also bei diesen Zuständen verstärkt ist, so muss diese Verstärkung allein auf Rechnung der zweiten Kraft, welche von der Stimmgabel ausgeht, auf die moleculare Kraft zu setzen sein. Bei der stärkern Anspannung des Ringbandes bei den gedachten Veränderungen, welche jeden Falls stärker

ist als die durch die Accommodation hervorgerufene, muss die moleculare Bewegung noch ungeschwächter vom Rahmen des ovalen Fensters auf die Stapesplatte, den besten Ausgangspunkt für die Erregung des Corti'schen Organs, übertragen und deshalb das Corti'sche Organ stärker gereizt werden, was in der Verlängerung der Knochenleitung seinen Ausdruck findet. Wie aber beim gesunden Ohr, so wird auch bei fixirtem Schalleitungsapparat die Stimmgabel vom Scheitel oder vom Hinterhaupt schlechter vernommen werden als vom Warzenfortsatz, trotzdem aber verlängert, was ja aus unsern frühern Auseinandersetzungen hervorgeht. — Bisher wurde nun auf die moleculare Uebertragung der Schallwellen, welche sowohl beim gesunden Ohr als beim Ohr mit fixirtem Schalleitungsapparat, bei letzterm natürlich mehr als bei erstem, vom Knochen auf das Trommelfell und von da weiter durch die Gehörknöchelchen zur Stapesplatte gelangen müssen, keine Rücksicht genommen. Sie werden sich zu denen auf das Ringband in die Stapesplatte gelangenden Wellen addiren. Ihre Rolle muss jedoch eine sehr nebensächliche sein, denn 1) ist die moleculare Leitung innerhalb der Gehörknöchelchenkette, wie ja früher aus einander gesetzt wurde, an sich nicht gut; 2) ist bei genuiner Stapesankylose, bei welcher die Knochenleitung exquisit verlängert zu sein pflegt, der Stapes zwar fixirt, Trommelfell, Hammer und Amboss aber nicht; 3) ist selbst bei vollständigem Verlust von Trommelfell, Hammer und Amboss die Knochenleitung ebenfalls stark verlängert. Von HENSEN wurde für die Knochenleitung, um den Weg derselben gleichzeitig durch die Bezeichnung festzulegen, der Ausdruck *cranio-tympanale Leitung*, d. h. Leitung vom Schädel durch das Trommelfell, im Gegensatz zur *aëro-tympanalen Leitung*, der Luftleitung, gebraucht. Von vielen Ohrenärzten wird diese klangvolle Bezeichnung ebenfalls angewandt. Aus unsern Auseinandersetzungen geht hervor, dass die Bezeichnung den Kern der Sache sehr wenig berührt und dass es bei der guten deutschen und zu Missverständnissen nicht Anlass gebenden Bezeichnung „*Knochenleitung*“ vorerst bleiben muss. —

Von den Erklärungen der verstärkten Knochenleitung bei Fixirung des Schalleitungsapparats genießt die MACH-POLITZER'sche Schallabflusstheorie ein grosses Ansehen. Sie geht von der Voraussetzung aus, dass der Schalleitungsapparat, nachdem er durch die dem Knochen aufgesetzte Stimmgabel in Schwingung versetzt ist, einen Theil der Schallwellen nach aussen durch den Gehörgang abgiebt. Sei nun der

Apparat schwingungsunfähig, so sei auch der Schallabfluss verhindert, und es würden jetzt die Schallwellen durch Reflexion wiederholt dem Labyrinth zugeführt und deshalb das Corti'sche Organ verstärkt erregt. Diese Theorie entbehrt, wie auch LUCÆ bewiesen hat, durchaus der Berechtigung. Am meisten förderte uns noch BEZOLD, der unermüdlische Forscher auf dem Gebiet der functionellen Diagnostik der Ohrenkrankheiten, auch in dieser Sache besonders dadurch, dass er erkannte, dass das gemeinsame, physikalisch bedeutungsvolle Moment bei allen Störungen der Schalleitung die Fixation des Leitungsapparats und der daraus resultirende bessere Uebergang der Töne vom Knochen aus auf den fixirten Apparat sei. Indess das unentwegte Festhalten an der Anschauung, dass die Basilarfasern des Corti'schen Organs durch Massenschwingungen des Labyrinthwassers zum Schwingen gebracht würden, liess auch ihn zu keiner einheitlichen Erklärung der Verlängerung der Knochenleitung kommen. — Die von WEBER gefundene Thatsache, dass bei zugehaltenem, übrigens gesundem Ohr die auf den Scheitel aufgesetzte Stimmgabel von diesem Ohr verstärkt wahrgenommen wird, kann auf dieselbe Weise erklärt werden wie die Verlängerung der Knochenleitung bei Fixirung der Leitungskette, wenn man hierbei den Finger so tief in den Gehörgang einführt, dass man annehmen kann, dass durch die comprimirte Luft des Gehörganges das Trommelfell und die Gehörknöchelchen im Schwingen beeinträchtigt werden. Hält man jedoch das Ohr nur leicht zu, so fällt die Fixirung fort, und wir bedürfen jetzt einer andern Erklärung für die Verstärkung der Knochenleitung. Am wahrscheinlichsten ist es, dass die im abgeschlossenen Gehörgang durch die Stimmgabeltöne zum Resoniren gebrachte Luftsäule die Schwingungen, in welche das Trommelfell durch die Erschütterung der Stimmgabel versetzt wird, vergrössert, eine Erklärung, die sich im Wesentlichen mit der bereits von WEBER selbst und später von RINNE, TOYNBEE und LUCÆ gegebenen Erklärung deckt.

Die statische Function des Labyrinths.

Seit GOLTZ (1870) fasst man die nicht akustische Function des Labyrinths unter dem Sammelnamen der statischen Function zusammen. Man will hiermit sagen, dass diese statische Function uns über das Verhältniss unseres Körpers zum Raum belehrt. Für diese Function spricht zunächst die anatomische Anordnung der Nervenendstellen des sogenannten Vestibularapparats, d. h. des „Otolithen“- und Bogengangapparats; denn nicht nur die Nervenendstellen des Utriculus, des Sacculus und der Lagena (letztere bei den

Säugethieren fehlend), sondern auch diejenigen der Ampullen sowie die Bogengänge selbst stehen in drei Ebenen auf einander senkrecht.

Experimentell wissen wir vom Otolithenapparat: entfernt man Krebsen, Tintenfischen, Quallen, Meeresschnecken die Otocysten resp. die Otolithen (DELAGÉ, 1886; ENGELMANN, 1887; VERWORN, 1891; BEER, 1899; ILYIN, 1901), so vermögen diese Thiere nicht mehr ihre gewohnte labile Gleichgewichtslage beizubehalten, sie schwimmen bald auf der Seite, bald auf dem Rücken, überschlagen sich, bewegen sich im Kreise u. s. w. Diesen vielen Experimenten über Ausfallserscheinungen steht nur eines, aber ein interessantes über Reizerscheinung zur Seite: Krebse mit offenen Otocysten stossen bei der Häutung ihre Sandotolithen mit aus und füllen sich dann die Otocysten wieder mit Sand. KREIDL (1893) liess solche Krebse ihre Otocysten sich nun mit Eisenpulver anfüllen und konnte dann beobachten, dass die Thiere bei Annäherung des Elektromagneten sich von demselben abdrehen, um ihr durch die Verschiebung der eisernen Otolithen dem Gefühl nach gestörtes Gleichgewicht wieder herzustellen. Aus allen diesen Gründen betrachtet man den Otolithenapparat der Wirbellosen als Sinnesorgan zur Beibehaltung des körperlichen Gleichgewichts im Allgemeinen. — So leicht nun die Otolithenbläschen der Wirbellosen zugänglich sind, so schwer sind es diejenigen der Wirbelthiere. Reinliche Versuche an diesen Thieren liegen deshalb nicht vor, indess wissen wir, dass Fische, denen man das ganze Labyrinth entfernt (LÖB, 1888; KREIDL, 1892; BETHE, 1894; LEE, 1898), sich genau so wie jene „entstateten“ Wirbellosen verhalten. Da nun auch der Bau der Otocysten der Wirbellosen und der Vorhofssäckchen der Wirbelthiere ein sehr ähnlicher ist, so schliesst man mit grosser Wahrscheinlichkeit, dass auch die letztern der Erhaltung des Körpergleichgewichts dienen. Das Nähere siehe bei LANG (1903), dem auch die vorstehenden Daten entnommen sind.

Seitdem FLOURENS (1828) nachwies, dass die Zerstörung der Bogengänge der Taube ganz bestimmte Gleichgewichtsstörungen des Kopfes zur Folge hat, sind diese Versuche in geradezu verwirrender Fülle wiederholt worden. Die Einwände, dass es sich hierbei nicht um eine Bogengangsverletzung, sondern um Nebenverletzungen, besonders des Kleinhirns, gehandelt habe, sind seitdem insbesondere durch BREUER und EWALD beseitigt worden, so dass man heute Folgendes sagen kann: Setzt man an einem frei gelegten häutigen Bogengang die Endolympe durch Streichen oder durch Einsetzen eines Capillarröhrchens (BREUER) in Bewegung (Reizversuch), so tritt eine Drehung des Kopfes in der Ebene des betreffenden Bogenganges ein. Dasselbe tritt beim Menschen ein, bei welchem ein knöcherner Bogengang bei Mittelohroperation eröffnet wird oder bereits eröffnet vorgefunden wird. Wird nun beim Thier der Bogengang durchschnitten (Ausfallsversuch), so tritt bei beabsichtiger Bewegung des Kopfes eine Drehung in der Ebene dieses Bogenganges ein. Aus alledem hat man geschlossen, dass der Bogengangsapparat zur Wahrnehmung der Richtung der Drehbewegung des Kopfes dient. Weiter auf dieses noch keines-

wegs abgeschlossene Gebiet an dieser Stelle einzugehen, würde zu weit führen, denn das Gebiet ist für unsere Betrachtungen des Walohres nicht von tiefer Bedeutung. Wer nähere Aufschlüsse über dasselbe wünscht, findet sie bei v. STEIN, Die Lehre von den Functionen der einzelnen Theile des Ohrlabyrinths, 1894.

PANSE (1899) hat, gestützt auf unsere Kenntnisse von der Function der Bogengänge, nachzuweisen versucht, dass eine gewisse Beschaffenheit der Bogengänge mit einer bestimmten körperlichen Bewegungseigenthümlichkeit der Thiere coincidire. Zunächst fand er, dass Thiere mit ungeschickten Bewegungen relativ weite Bogengänge haben und umgekehrt. Prägnante Beispiele von erstern sind das Seepferdchen, die Seenadel, die Blindwühle und unter den Säugethieren das Faulthier. Bekannte Beispiele von letztern sind die Raubthiere im Allgemeinen (HYRTL) und die Wale im Besondern (PANSE). In der That, liest man in den Beschreibungen der Seefahrer, mit welcher Schnelligkeit und Geschicklichkeit selbst die grossen Wale ihre Riesenleiber durch das Meer bewegen, wie die kleinern Arten, besonders *Delphinus delphis* und *Phocaena*, welche gern die Schiffe begleiten, selbst einen schnell fahrenden Dampfer spielend umschwimmen, wie sie auf- und niedertauchen, bald im Wasser, bald in der Luft, aus der Flut herauschiessend, sich überschlagen, so muss man sagen, dass der Wal ein ausserordentlich geschickter Schwimmer ist. Man stellt sich nun seit BREUER die Reizung der Cristae ampullares, die quer vor dem Eingang in die Bogengänge stehen und mit langen Haaren ausgestattet sind, so vor: Wird ein mit Wasser gefüllter Ring, als welchen man den Bogengang mit seiner Ampulle betrachten kann, um seine Axe gedreht, so bleibt das Wasser in Folge seines Beharrungsvermögens zunächst zurück, und die in den Ring hineinragenden Haare der Cristae machen eine rückläufige Bewegung. Diese Bewegung der Haare stellt den adäquaten Reiz der Cristae dar, der uns als drehende Bewegung des Kopfes in einer bestimmten Ebene, und secundär des ganzen Körpers, zum Bewusstsein kommt. Die Gegner dieser geistreichen Theorie (MACH und DELAGE) haben eingewendet, dass bei der grossen Enge der Bogengänge eine derart freie Beweglichkeit der Endolympe in denselben sich nicht annehmen lasse, da die Adhäsion der Flüssigkeit in einem so engen Rohre zu gross, die Beharrungsträgheit der Endolympe bei ihrer geringen Masse aber zu klein sei. — Je capillarer nun die Bogengänge sind, um so geringer muss die Verschieblichkeit des Wassers sein; sie muss also beim Wal sehr gering sein, folglich muss auch die Reizung der Ampullenhaare und demnach

auch die augenblickliche Orientirung über die feinsten Bewegungen, wie wir sie doch bei allen geschickt sich bewegendem Thieren annehmen müssen, nicht besonders gross sein, die Gleichheit der Reizschwelle bei allen Thieren allerdings vorausgesetzt. Auch die Theorie von MACH und DELAGE, welche einen wechselnden Druck der Endolympe auf die Sinneshaare bei verschiedener Bewegung des Kopfes annimmt, bringt uns kaum einen Schritt der Erklärung für die von PANSE gefundene wechselseitige Beziehung näher, und so giebt uns die Physiologie keine Erklärung für die Thatsache, dass Enge der Bogengänge und Geschicklichkeit der Bewegungen in der Thierreihe oft coincidiren und umgekehrt. Jeden Falls aber müssen wir uns der Ansicht PANSE's anschliessen: „auffallende Kleinheit der Bogengänge kann nicht als Entartung betrachtet werden, wenn mit ihr keine auffallende Erweiterung verbunden ist.“ Fragen wir uns aber, weshalb der Wal so reducirte Bogengänge bekommen hat, so giebt es meines Erachtens keine andere Antwort als: der hohe Werth des Gehörs für den Wal (cf. später) war das bestimmende Moment für die röhrenförmige Verengerung des Vorhofs, und an diesem kleinen Vorhof hatten grosse Bogengänge nicht Platz.

Weiter giebt PANSE der Vermuthung Ausdruck, dass die Stellung der Bogengänge und die Hauptbewegungsrichtung der Thiere in wechselseitiger Beziehung stehen dürften. Er exemplificirt dabei auf *Balaena mysticetus*, deren äusserer Bogengang vertical gestellt sei, wie das aus einer Abbildung von HYRTL hervorgehe, und der, wie allen Walen, die Möglichkeit der horizontalen Fortbewegung nach der Seite nicht gegeben sei, was aus der horizontalen Stellung der Schwanzflosse hervorgehe. Dem gegenüber möchte ich bemerken, dass HYRTL bei der Genauigkeit, mit welcher er auf diese Verhältnisse eingeht, es im Text gewiss hervorgehoben hätte, wenn bei *Balaena* der äussere Bogengang nicht wagerecht stände, und dass bei *Phocaena* der äussere Bogengang wagerecht steht, vorn von Anfang an, hinten nach kurzem Verlauf. Ich glaube deshalb, dass die Figur HYRTL's in unbeabsichtigter Weise etwas illustriert, was nicht vorhanden ist, und finde die Erklärung dafür in der schwierigen Wiedergabe derartiger Verhältnisse, wenn sie so klein sind.

Zum Schluss noch eine Bemerkung: Es giebt verschiedene Gattungen von Knochenfischen, bei denen die Schwimmblase direct oder durch Vermittlung von Knöchelchen, dem sogenannten WEBER'schen Apparat, in Berührung mit dem häutigen Labyrinth tritt. Man glaubt, dass das eine Einrichtung sei, vermittelst deren die Fische sich über die

Tiefe, in der sie sich befänden, orientiren könnten. Man stellt sich das so vor, dass der Druck des Wassers die Schwimmblase zusammendrücke und dass der Druck in der Schwimmblase, auf das Labyrinth fortgepflanzt, dem Fisch durch Vermittlung des statischen Organs zum Bewusstsein komme. Beim Wal haben wir nun eine ähnliche Einrichtung: Im Dach des Sinus peripetrosus (cf. Fig. 14 3) liegt der Saccus endolymphaticus und der Ductus perilymphaticus. Vermehrt sich nun der Druck in den Sinus pneumatici, so wird er sich auf den Sacculus mit seiner breiten Fläche und auch auf den röhrenartigen Ductus fortpflanzen und so den Binnendruck im Labyrinth erhöhen. Die Sinus pneumatici sind nun im Allgemeinen nur nach unten nicht vom Knochen des Schädels direct begrenzt, doch sind sie auch hier durch das vorgelagerte, sehr breite und starke Zungenbein vor dem Wasserdruck geschützt, so dass man annehmen kann, der Druck des Wassers könne die Sinus in nennenswerther Weise nicht zusammendrücken. Indess, in den Sinus liegen ja eine Menge starker Venen. Diese werden beim Tauchen anschwellen, theils deshalb, weil beim Fortfall der Athembewegungen im Allgemeinen eine Erschwerung der Blutcirculation eintritt, theils aber deshalb, weil die abführende Vene dieser Sinus, die Jugularis externa, ihrer oberflächlichen Lage am Halse wegen von einem stärkern Wasserdruck zusammengedrückt werden muss. Durch die Schwellung der Venen aber muss der Luftdruck in den Sinus erhöht werden, der seinerseits wieder auf den Saccus und Ductus sich fortpflanzen wird. Eine derartige Aulehnung an die Verhältnisse des Fisches würde uns ja nicht wundern bei der vollkommen fischartigen Umgestaltung der äussern Körperform des Wales. Es ist also möglich, dass die Einrichtung keine bedeutungslose ist.

Schluss.

Das Gehör des Wales.

Es ist Volksglaube, dass der Wal höre. Ja, aus der Sage des HERODOT, dass Arion, als er gezwungen wurde, ins Meer zu springen, von einem Delphin, durch des Meisters Gesang und Saitenspiel herbeigelockt, sicher ans Land getragen wurde, geht hervor, dass dieser Glaube schon sehr alt ist und dass dem Wal sogar ein grosses musikalisches Verständniss zugeschrieben wird.

Die Wissenschaft aber fordert Beweise. LANG findet die Möglichkeit des Nachweises, dass ein Thier hört, in folgenden 3 Punkten:

1) Ein Weg, um festzustellen, ob ein Thier hört, ist seine „Reaction auf Schallwellen“. Hier aber müssen wir alle andern Einwirkungen, optische und besonders tactische, ausschliessen, was bekanntlich unter Umständen nicht leicht ist. 2) „Wir dürfen mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass ein Thier hört, wenn es eine Stimme hat.“ Das gilt jedoch nur mit einer gewissen Einschränkung. Denn es giebt Thiere, welche Geräusche mit musikalischem Charakter von sich geben, die man als „Stimme“ betrachten kann, trotzdem diese Thiere höchst wahrscheinlich die von ihnen hervorgebrachten Laute nicht hören, sondern fühlen, z. B. Heuschrecken, Grillen, Laut gebende Fische. 3) „Wir dürfen mit an Gewissheit grenzender Zuversicht annehmen, dass ein Thier hört, wenn es ein Sinnesorgan besitzt, dessen Bau im Wesentlichen mit dem unseres eignen Gehörorgans übereinstimmt.“ An der Hand dieser drei LANG'schen Forderungen für den Nachweis des Gehörs der Thiere wollen wir jetzt das Gehör des Wales untersuchen.

Höreexperimente, wie sie an Fischen und Krebsen im Aquarium angestellt worden sind, sind beim Wal unmöglich. Wenigstens ist der Versuch, kleine Wale in Teichen zur Beobachtung zu halten, wie er im Londoner Zoologischen Garten und auch von BREHM gemacht wurde, stets missglückt, da die geängstigten, ruhelosen Thiere bald starben. Aus den Schilderungen von Walfischjägern, besonders älterer Zeit, die in Menge von BREHM zusammengestellt sind, geht hervor, dass man, wenn man sich einem Wal nähert, um ihn zu harpuniren, jeden Laut vermeidet, welcher dem Thier, sei es durch die Luft, sei es durch das Wasser zugetragen werden könnte, dass man aber, wenn man eine Herde Wale dem Lande zutreiben will, einen Höllenlärm theils durch Schreien und Johlen, theils durch Ruderschläge macht. Wenn der Wal nun überhaupt hört, so ist es nach den Erfahrungen, die wir an uns beim Untertauchen bis zur Füllung der Ohren mit Wasser machen, sicher, dass er, weil sein äusseres Ohr geschlossen ist und weil er ausserdem noch mit ihm unter der Wasseroberfläche schwimmt, nur das vernimmt, was im Wasser vor sich geht, dass er aber, was in der Luft vor sich geht, gar nicht oder nur höchst mangelhaft hört. CLAUDIUS schreibt: „Ein an der Oberfläche des Meeres ruhender Walfisch wird durch ein leises Geräusch im Wasser oder an einem das Wasser berührenden festen Körper aufgeschreckt; und Delphine werden in manchen Gegenden durch Klopfen auf den Bootrand wie Wild gejagt; gegen Luftschallwellen sind die Cetaceen dagegen schwerhörig. In der Nähe eines ruhenden Walfisches kann man schreien, selbst

Flintenschüsse thun, ohne dass er es hört.“ CLAUDIUS giebt nicht an, woher er diese Kenntniss hat, und ich konnte in der Literatur auch seine Quelle nicht finden. Jeden Falls aber hat die Angabe von CLAUDIUS die höchste Wahrscheinlichkeit für sich.

Indess, die Richtigkeit aller derartigen Beobachtungen vorausgesetzt, möchte ich folgende Einwände gegen die Folgerung machen, welche man aus ihnen für das Gehör des Wales zieht. 1) Thiere, welche die Gefahr nicht kennen, welche ihnen vom Menschen droht, sind unter Umständen bis zu dem Augenblick, wo sie die Gefahr kennen lernen, bei der Annäherung des Menschen furchtlos und zutraulich. Das scheint bei den Walen nicht anders zu sein: Delphine und Phocänen, die Bewohner unserer heimischen Meere, auf welche nicht gejagt wird, umspielen bekanntlich mit Vorliebe die Schiffe. Die grossen Wale indess, denen seit Jahrhunderten nachgestellt wird, sind scheu. Doch giebt es auch Ausnahmen. RAWITZ giebt die Mittheilung wieder, welche ihm der Capitän des deutschen Schleppnetzfishdampfers „August“ machte, welcher zufällig in dieselbe *Megaptera*-Herde gerathen war, welche RAWITZ beobachtete: „Da war es nun für die sämmtliche Bemannung des Schiffes ein zuerst komischer, dann aber Besorgniss erregender Anblick, dass die Wale immer gegen die sich schnell drehende Schraube des Schiffes zu schwimmen suchten (das Walbot fuhr natürlich ganz langsam). Sie kamen der Schraube mit ihren Köpfen so bedenklich nahe, dass der Kapitän einen Zusammenstoss wiederholt befürchtete, welcher der Schraube, mindestens aber dem benachbarten Steuersteven sicherlich nicht gut bekommen wäre. Alles Schreien und sonstige Lärmen der Matrosen, das Bewerfen der Wale mit Kohlenstücken — so dicht kamen die Thiere an das Schiff — konnte sie nicht vertreiben. Erst dann verzogen sie sich, als das Schiff von ihrem eigentlichen Aufenthaltsorte sich etwas entfernt hatte. Man kann in dieser Thatsache eine Aeusserung der Neugier der Wale sehen, welche durch die ihnen unbekannt schnelle Drehbewegung der Schraube erregt wurde.“ Das Geräusch, welches von der Schraube des Dampfers ausging, mussten die Wale hören, wenn sie überhaupt hören — und sie mussten die sich drehende Schraube auch sehen — und doch flohen sie nicht, weil sie dem ungewohnten Sinnesindruck gegenüber noch harmlos waren. 2) Andererseits, wenn ein Wal vor einem Ruderschlag das Weite sucht, ist das noch kein Beweis dafür, dass er den Ruderschlag auch gehört hat, denn er kann das Ruder auch gesehen haben, er kann auch den Schlag durch Vermittlung des Wassers gefühlt haben, denn Fische suchen auf einen Ruder-

schlag hin auch das Weite. Indess kann man den tactilen Reflex bei Walen wohl ausschliessen, denn im Gegensatz zu den Fischen ist der Hautsinn der Wale schlecht entwickelt, denn die Haut des Wales hat nur sehr spärliche Nerven (KÜKENTHAL). — Also in Summa sind unsere Schlüsse, welche wir aus der einfachen Beobachtung des Verhaltens der Wale Geräuschen gegenüber ziehen können, in Bezug auf das Gehör des Wales nur mit Vorsicht zu benutzen.

Sehr vorsichtig müssen wir uns auch der Stimme der Wale gegenüber verhalten. Wenn wir die Stimme als Beweis für das Gehör eines Thieres heranziehen, so gehen wir von der Voraussetzung aus, dass die Stimmlaute von den Thieren in der Absicht erzeugt werden, sich dadurch andern Geschöpfen ihrer Art bemerkbar zu machen, und schliessen daraus, dass die Thiere hören, weil sonst ihre Stimme gar keinen Zweck haben würde. Alle akustischen Aeusserungen aber, welche unbeabsichtigte Begleiterscheinungen einer Lebensthätigkeit, vor allem aber gewisser psychischer Vorgänge sind, werden nicht als stimmliche Ausdrücke gelten können. Nun liest man häufig, dass Wale, die verfolgt wurden, die harpunirt waren, die gestrandet waren, geschrien, gestöhnt, geschnauft, gepustet hätten, und alle derartigen in der Angst, im Schmerz, im Todeskampf hervorgestossenen Laute werden wir nicht als solche stimmlichen Laute gelten lassen, aus welchen wir auf das Gehör der Thiere einen Schluss ziehen können.

Naturforscher, die Walfischjagden beiwohnten, wissen uns nur wenig über die Stimme der Wale zu berichten, da sie alle jene „unechten“ stimmlichen Laute nicht als Stimme im Sinne einer Sprache anerkennen. (Unter Sprache möchte ich ganz allgemein alle stimmlichen Laute verstehen, welche das Thier zur Verständigung mit seines Gleichen hervorbringt.) Das beweist natürlich nicht, dass der Wal überhaupt keine „echten“ stimmlichen Laute von sich gebe, da ja viele Thiere nur selten und zu bestimmten Zeiten, zur Zeit der Brunst, und in diesem Falle oft nur die Männchen, ihre Stimme ertönen lassen. Man kann auch nicht sagen, dass die Wale deshalb keine Stimme haben könnten, weil sie keine Stimmbänder haben, und hat mit Recht darauf hingewiesen, dass eine Stimme durch jedes schwingbare Organ in den Luftwegen hervorgebracht werden könne, und als solche Organe kann man beim Wal die langen und dünnen Aryknorpel und die ebenso beschaffene Epiglottis ansehen. Man ist ferner nicht berechtigt, zu sagen, dass eine Stimme der Wale ihren Zweck ganz verfehlen müsse, denn sie könne doch nicht von den Walen, selbst wenn sie hörten, wahrgenommen werden, da der Wal ja

nur an der Oberfläche des Wassers, also in die Luft hinein schreien könne. Aber weshalb soll denn der Wal unter Wasser nicht schreien können? Er wird es, ohne dass Wasser ihm in die Kehle läuft, vermögen, sobald sein Exspirationsdruck stärker ist als der Druck des Wassers, also in den oberflächlichen Wasserschichten, und das ist ja sein gewöhnlicher Aufenthalt. Vielleicht wissen wir so wenig über die Stimme der Wale, weil der Wal gewöhnlich unter Wasser schreit. Aber selbst, wenn er in die Luft hineinschreit, wird man das im Wasser, wenn auch schwächer, hören, denn die schwingenden Wände der Luftwege müssen ihre Schwingungen auf das Wasser übertragen.

Vom Buckelwal aber wissen wir durch LILLJEBORG, COCKS, RAWITZ u. A., dass er eine Stimme hat. RAWITZ beobachtete eine etwa 40 Kopf starke Herde dieser Thiere. Sie brachten, ungestört dahinschwimmend, ein lautes Geheul hervor, „es hörte sich wie das Durcheinander zahlreicher mächtiger Dampfsirenen an. Mit tiefen Tönen begann das Geheul, um allmählich zu sehr hohen anzusteigen und in tiefen wieder zu enden. Es wurde also eine ganze Tonscala durchlaufen, es war nicht etwa ein einzelner Ton.“ Die Thiere schienen sich in der Brunst zu befinden, denn sie schwammen paarweise zusammen. „Nie trennten sich dieselben; zusammen stiegen sie in die Tiefe, zusammen tauchten sie auf, gleichzeitig brachten sie ihr sirenenartiges Geheul hervor.“

Bei dieser Unsicherheit der Beobachtung am lebenden Thier sind nun unsere anatomischen Kenntnisse des Walohres doppelt werthvoll für die Beurtheilung des Gehörs dieser Thiere: Die Schalleitung ist in eclatanter Weise dem Wasser angepasst durch die akustische Isolirung des Labyrinths, durch die Einrichtung des Schalltrichters, durch die Verbesserung der Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette, durch die Verbesserung der Reflexion im Vorhof. Der Schall percipirende Apparat ist gut entwickelt. Mit diesen Apparaten ausgerüstet, muss der Wal hören. Hörte er nicht, dann wäre schliesslich auch der Umbau des Schalleitungsapparats gar nicht erfolgt, und der Schall percipirende Apparat wäre untergegangen. —

Vergleichen wir nun, um die Wichtigkeit des Gehörs für den Wal zu begreifen, die Sinnesorgane des Wales mit den Sinnesorganen des Fisches, des höchst organisirten autochthonen — *sit venia verbo* — Wasserthiers: Der Fisch hat einen ausgezeichneten Olfactorius, dem Zahnwal ist er zu Grunde gegangen, und dem Bartenwal ist er im Begriff zu Grunde zu gehen, weil der Olfactorius der Säugethiere im Wasser suspendirte

Riechstoffe nicht riechen kann. Das Auge des Fisches und des Wales kann man als gleichwerthig betrachten, denn das Auge des Wales hat sich vorzüglich dem Wasser angepasst, es ist fischähnlich geworden. Der Fisch hat ein ausgedehntes, hoch entwickeltes Hautsinnesorgan, das Seitenorgan, das wahrscheinlich der Empfindung der Erschütterung des Wassers dient. Der Wal hat in seiner Haut nach Untersuchungen von KÜKENTHAL nur sehr wenige Nerven und empfindet selbst sehr unsanfte Berührungen sehr wenig, was unter anderm aus dem eben gegebenen Bericht des Capitäns des „August“ hervorgeht. So dürfte also der Wal den ihm abhanden gekommenen Geruchsinn und den nur schlecht entwickelten Hautsinn durch seinen vollkommenen, dem Wasserleben angepassten Gehörsinn ersetzen. Auge und Ohr, das sind die Sinnesorgane, mittels deren der Wal im Wesentlichen sich über seine Umgebung orientirt, und da bei dem Dämmerzustand, welcher im Wasser herrscht, das Auge der Wasserthiere nicht entfernt die Wichtigkeit hat wie das Auge der Landthiere, so müssen wir sagen, das Ohr ist für den Wal das wichtigste Sinnesorgan.

Nun wird Jeder sagen — und es ist das bei der Betrachtung des Gehörs der Wasserthiere im Allgemeinen schon öfters ausgesprochen worden — was soll denn dem Wasserthier das Gehör, da es doch eigentlich im Wasser nichts zu hören giebt! Für den Wal giebt es aber sehr viel im Wasser zu hören. Es sind vor allen Dingen Geräusche, welche von ihm selbst ausgehen: das Geräusch des Blasens, welches für jede Walart charakteristisch ist, wird nicht nur in die Luft, sondern auch in das Wasser fortgepflanzt durch die in Schwingung versetzten Wände der Luftwege. Ebenso ist es mit der Stimme des Wales, so weit sie vorhanden ist. Der Schwanzschlag des Wales, welcher nach Art der Schraubenbewegung eines Schiffes erfolgt, wird hörbar sein. So können die Wale sich durch ihr Ohr zusammenfinden und zusammenhalten zur Erhaltung der Art. — Aber das Ohr warnt sie auch vor Gefahren: der allen Walen gemeinsame Feind, der selbst den grössten Wal anzugreifen kein Bedenken trägt, ist der furchtbare Schwertwal. Seine Nähe wird sich dem Ohr bemerkbar machen. Der Feind besonders der grossen Wale ist die Küste. Das Getöse der Brandung wird vom Wal gehört, und er ist gewarnt. — Das Ohr dient endlich dem Wal auch zum Auffinden seiner Beute: Der Schwertwal hört seine Opfer, seine Stammesgenossen. Der Bartenwal wird seine Beute, das Plankton, zwar nicht mit dem Ohre er-

kennen, auch wohl nicht *Hyperoodon*, der Tintenfischfresser, vielleicht aber die Zahnwale, welche Fische fressen. Denn wir kennen schon jetzt gegen 80 Species „musicirender“ Fische, Fische, welche nach LANG „durch Klopföne, Reibtöne, Streichtöne, Muskeltöne einen wahren Spektakel im Wasser vollführen“. Und ich möchte diese Betrachtungen mit der ebenso zutreffenden wie humoristischen Bemerkung LANG's schliessen, für alle diejenigen berechnet, welche sich nicht davon haben überzeugen lassen, dass es für den Wal im Wasser etwas zu hören gebe: „Unstreitig ist uns Landratten das wässerige Element so fremd, dass wir mit unserm Urtheil über die intimen Lebensverhältnisse der Wasserthiere vorsichtig sein müssen.“

Anhang.

Die Blutcirculation in der Schädelhöhle.

Die Obliteration der Carotis interna bei *Phocaena* in ihrem Verlauf durch die Paukenhöhle legte mir die Frage nahe, in welcher Weise der Ersatz für dieselbe als wichtigstes blutzuführendes Gefäss des Gehirns sich gestalte. Zur Entscheidung derselben standen mir 4 abgeschnittene Köpfe von *Phocaena* zur Verfügung. Ich injicirte 2 Köpfe von den Hauptarterien des Halses, der Carotis externa und der Occipitalis (cf. Fig. T) aus — eine Vertebralis hat *Phocaena* nicht. Trotz maximalen Injectionsdruckes blieben die Arterien des Cavum cranii vollkommen frei von Injectionsmasse. Die Präparation der so injicirten Arterien ergab, dass sie bis in die feinsten Zweige gefüllt waren, dass aber keiner der letztern durch die Schädelbasis hindurchtrat. Ich stand vor einem Räthsel. Bei STANNIUS fand ich schliesslich, dass 2 grosse Arterien, die Arteriae meningeae spinales, bei *Phocaena* aus dem Wirbelcanal in die Schädelhöhle ziehen. Ich injicirte jetzt an den beiden andern Köpfen je eine dieser Arterien, während ich die andere abklemmte, und erhielt so eine prächtige Füllung der Arterien des Cavum cranii. Die Präparation der Arterien gab eine zweite Ueberraschung: nur die Arterien der Schädelhöhle waren injicirt und nur bei dem einen Kopfe noch schwach der hintere obere Theil des Corpus fibro-cavernosum pterygoideum. Es besteht also bei *Phocaena* die sehr merkwürdige und bisher unbekannte Einrichtung, dass das ganze Gehirn arteriell ausschliesslich vom Wirbelcanal aus versorgt wird und zwar durch enorm erweiterte Artt. meningeae spinales. Diese Artt. meningeae spinales (Fig. BB 1), je eine auf jeder Seite,

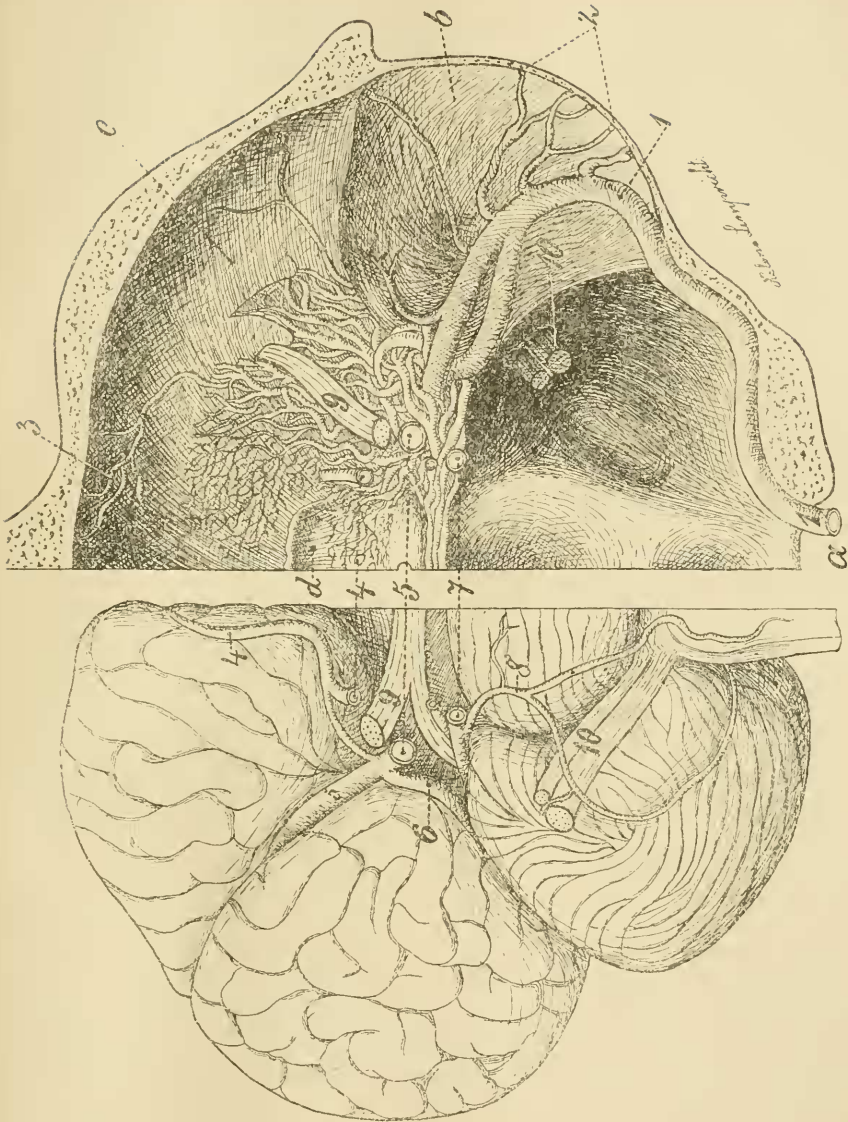


Fig. BB. Arterieller Blutlauf im Cavum cranii von *Phocaena*. Rechte Seite. Das Gehirn ist aus der Schädelbasis herausgenommen und nach links hinübergelegt. *a* Hinterhauptloch, *b* mittlere Schädelgrube, *c* vordere Schädelgrube, *d* Türkensattel. 1 Art. meningea spinalis, 2 Artt. meningee cerebrales posteriores et mediae, 3 Artt. meningee cerebrales anteriores, 4 Art. corporis callosi, 5 Art. fossae Sylvii, 6 Art. profunda cerebri, 7 Art. cerebelli superior, 8 Art. cerebelli inferior, 9 N. opticus, 10 N. acusticus und facialis. Natürliche Grösse.

treten durch das grosse Hinterhauptsloch (*a*) in die Schädelhöhle ein, verlaufen in einem weiten, nach aussen convexen Bogen durch die mittlere Schädelgrube (*b*), wo sie Artt. meningae cerebrales posteriores et mediae (*2*) nach oben entsenden, wenden sich dann nach innen und erzeugen seitwärts vom Türkensattel (*d*) ein colossales, in der Dura gelegenes Rete mirabile, aus welchem sämmtliche übrigen Gefässe des Cavum cranii hervorgehen, und zwar: ein Rete mirabile ophthalmicum [in der Figur in der Nähe des Opticus (*9*)]; Arteriae meningae cerebrales anteriores (*3*); eine Art. corporis callosi (*4*), welche in dem einen Falle durch einen dünnen Ast mit der Art. fossae Sylvii verbunden war; eine mächtige Art. fossae Sylvii (*5*), aus welcher als Ast entspringt: eine Art. prof. cerebri (*6*); eine Art. chorioidea (in der Figur zwischen *6* und *7*); eine Art. cerebelli superior (*7*), welche abgiebt: eine Art. cerebelli inf. (*8*), aus welcher die Art. auditiva int. entspringt.

STANNIUS sagt über den Ursprung der Meningeae spinales bei einem $1\frac{3}{4}$ Fuss (55 cm) langen Embryo von *Phocaena* Folgendes: Im hintern Mediastinum liegt neben der Wirbelsäule jederseits ein 4 Zoll breites Rete mirabile, welches aus den Artt. thoracicae posteriores und aus sämmtlichen Artt. intercostales entsteht. Dieses Rete mirabile entsendet Fortsätze durch die Intervertebrallöcher; aus ihnen entsteht ein Rete spinale und aus ihm jederseits eine Art. meningea spinalis. BARKOW bildet die Verhältnisse bis zum Hinterhauptsloch sehr deutlich und STANNIUS von hier ab weiter, aber sehr undeutlich, ab; v. BAER sagt, dass das Gehirn von *Phocaena* sehr blutarm sei, offenbar hat er mit zu schwachem Druck injicirt, so dass die Injectionsmasse die Retia mirabilia nur schlecht passirte.

Beim 68 cm langen Embryo, wo die Carotis int. noch weit ist (cf. Fig. S a), ist die Art. meningea spinalis noch eng, viel enger als die Carotis int. — An der Innenfläche des knöchernen Schädels hinterlässt die Art. meningea spinalis in der mittlern Schädelgrube von dort ab, wo die Arterie sich nach innen wendet, eine breite, höchst charakteristische Rinne. Diese Rinne fand ich bei sämmtlichen mir zur Verfügung stehenden Zahnwalschädeln (*Delph. delphis*, *Delph. rostratus*, *Globiocephalus melas*, *Monodon monoceros*) und auch bei einem Schädel von *Balaenoptera musculus*, so dass wir zu sagen berechtigt sind, dass wahrscheinlich bei allen Walen das Gehirn ausschliesslich vom Wirbelcanal aus ernährt wird.

Bei allen Landsäugethieren besteht eine vordere und eine hintere Ernährung des Gehirns, vorn durch die Carotis int. oder, wo diese

obliterirt, also bei den Wiederkäuern, durch die Maxillaris int., hinten durch die Art. vertebralis oder durch die Art. occipitalis.

Der Wal vermag in ungeheure Tiefen zu tauchen, bis zu 1000 m hinab, wie das feststeht. In solcher Tiefe lastet ein sehr starker Wasserdruck auf ihm, und auch ein schwächerer dürfte sehr wohl im Stande sein, seine Carotis am Halse zu comprimiren. Das würde beim tiefen Tauchen zu einer schlechten Blutversorgung des Gehirns führen. Durch die ausschliessliche Ernährung des Gehirns vom incompressiblen Spinalcanal aus ist eine Circulationsstörung im Gehirn beim Tauchen ausgeschlossen, und so haben wir denn in dieser Einrichtung eine ganz ausgesprochene Anpassungserscheinung an das Leben im Wasser zu erblicken.

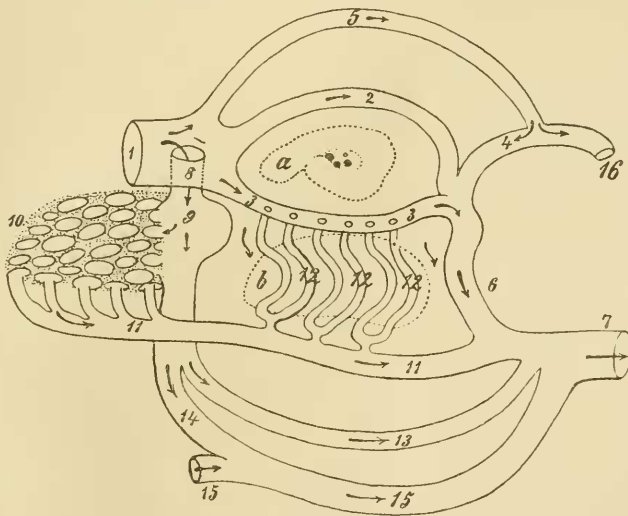


Fig. CC. Schema des venösen Blutlaufs im Cavum cranii und an der Basis cranii bei *Phocaena*. 1 Sinus cavernosus, 2 Sinus petrosus superior, 3 Sinus petrosus inferior, 4 Sinus transversus, 5 Sinus longitudinalis, 6 Vena jugularis interna, 7 Vena jugularis externa, 8 Emissarium foraminis lacris medii, 9 Bulbus venosus epibullaris, 10 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum, 11 Vena pterygoidea, 12 Corpus cavernosum bullae, 13 Ramus bulbi venosi ad jugularem internam, 14 Ramus bulbi venosi ad jugularem externam, 15 Vena jugularis ext., 16 ad Plexum venosum spinalem, a Petrosus, b Bulla tympanica.

Eine ähnliche, wenn auch nicht so vollkommene Emancipirung vom äussern Druck vollzieht sich beim Wal nun auch im venösen Blutlauf des Schädels, welchen ich in Fig. CC zu zeichnen versucht habe: Der Sinus petrosus superior (2) obliterirt, wie erwähnt, bei ältern Thieren vollkommen (cf. Fig. A), und der Sinus petrosus inf. (3) wird

sehr eng, ebenso die Jugularis int. (6). Auch das vordere venöse Emissarium (8) wird bei ältern Thieren, wie das die Betrachtung der Schädel ergibt, bedeutend enger, und so vollzieht sich denn mit zunehmendem Alter des Wales auch der Blutrückfluss aus dem Gehirn im Wesentlichen durch den Sinus longitudinalis (5) in die grossen venösen Plexus des weiten Wirbelcanals (16).

Zusammenfassung.

1. Das rudimentäre äussere Ohr des Wales zeigt in seinem Bau so grosse Aehnlichkeit mit dem äussern Ohr des Seehundes, dass man annehmen kann, das äussere Walohr habe, als es noch functionsfähig war, in derselben Weise functionirt wie das äussere Seehundohr. Dieses ist im Wasser geschlossen, und der Schluss findet durch den Druck des Wassers statt. An der Luft aber wird es durch Muskelzug geöffnet. Als nun der Wal dauernd im Wasser blieb und sein Körper eine derartige Umänderung erfuhr, dass auch bei der gewöhnlichen Ruhelage an der Oberfläche des Wassers das äussere Ohr sich unter der Wasserlinie befand, hatte der Wal keine Veranlassung mehr, sein Ohr zur Aufnahme von Schallwellen der Luft zu öffnen. Die Ohrmuskeln wurden deshalb rudimentär, und das stets geschlossene äussere Ohr verfiel demselben Schicksal.

2. Beim Zahnwal ist eine Drehung des vordern Keilbeins und zugleich eine Verlängerung desselben eingetreten. Hauptsächlich hierdurch ist es erreicht, dass die äussere Nasenöffnung auf der Höhe der Stirn liegt. Das hat den Vortheil, dass der Wal bei horizontaler Ruhelage an der Oberfläche des Wassers ungestört athmen kann. Durch diese Umgestaltung des Vorderschädels ist die Rachenöffnung der Ohrtrumpete nach oben verlagert und die Tubengaumen-Musculatur am Tubenostium so spitz abgknickt, dass der Tubenantheil der Muskeln nicht mehr functioniren konnte und deshalb verschwand. Der durch den Verlagerungsprocess an der Tube ausgeübte Längszug, zusammen mit einem Querzug, welcher einerseits durch das aus hydrostatischen Gründen (cf. 3) erfolgte Abrücken der Schädelbasis von der Tube, andererseits durch das Bindegewebe der Schädelbasis am distalen Tubenende ausgeübt wurde, führte zur partiellen Lösung des distalen Tubenendes von der Bulla tympanica und von der Schädelbasis, zu einer trabeculären Umgestaltung der Innenfläche der Tube, zu einem Klaffen der Tube und zum Untergang des Tubenknorpels. — Die Eröffnung des allein nicht klaffenden Tubenostiums geschieht durch den *M. salpingo-*

pharyngeus, durch den Rest des Gaumentheils des *M. dilatator tubae* und — in eigenartiger Weise — durch den *M. constrictor pharyngis superior*. Die Eröffnung der Tube findet, wie stets, nur beim Schlingact statt. Schlingt der Wal nun, während er sich mit der durch den Wasserdruck geschlossenen Nasenöffnung unter Wasser befindet, so wird die Luft im Mittelohr verdünnt, wie beim Menschen, der bei zugehaltener Nasenöffnung schlingt (ТОНБЕЕ'scher Versuch). Eine Schädigung der Schalleitung aber, wie beim Menschen, tritt beim Wal nicht ein, da sein Schalleitungsapparat fixirt ist.

3. An der Schädelbasis des Wales befinden sich eine grössere Anzahl voluminöser Lufträume. Zu ihrer Entfaltung dienen eine Reihe besonderer knöcherner Fortsätze. Die Lufträume werden von einer Schleimhaut ausgekleidet, deren Mutterboden die Schleimhaut der Paukenhöhle ist. Sie haben die offenbare Aufgabe, den relativ grossen Kopf des Wales derart zu erleichtern, dass das äussere Nasenloch bei horizontaler Ruhelage des Körpers sich über Wasser befindet. Denselben Zweck dienen die merkwürdigen Fettanhäufungen auf dem „Schnabel“ der Zahnwale, der hyperplastische Markkörper des Unterkiefers der Zahnwale und der Fettkörper unter der Zunge der Bartenwale. — Zusammenfassend kann man sagen, dass der Umbau des ganzen Walschädels im Wesentlichen die Möglichkeit der Respiration bei horizontaler Ruhelage erstrebt, eine der Grundbedingungen für den dauernden Aufenthalt im Wasser.

4. Die arterielle Blutversorgung des Gehirns geschieht beim Wal vom Wirbelcanal aus durch enorm erweiterte *Artt. meningae spinales*. Auch der Abfluss des venösen Blutes aus dem Gehirn findet zum grössten Theil durch den Wirbelcanal statt. Durch diese Verlegung der Blutzufuhr und -abfuhr in den incompressiblen Wirbelcanal ist die Blutcirculation im Gehirn der Beeinflussung durch den Druck des Wassers entzogen, eine notwendige Voraussetzung für das Hinabtauchen in grössere Tiefe.

5. Schalleitung beim Wal. Beim Wal ist eine Ankylose der Gehörknöchelchen eingetreten. Man kann sie als Folge der Bewegungsunfähigkeit der Gehörknöchelchen auffassen: die letztern können bewegt werden durch das durch Schallwellen zur Schwingung gebrachte Trommelfell und durch die accommodativ oder reflectorisch erfolgende Zusammenziehung des *M. tensor tympani* und *M. stapedius*. Erstere Möglichkeit fällt beim Wal wegen der Obliteration seines Gehörganges fort. Es scheint daher im Meere die Gelegenheit zur Action

der Muskeln nicht häufig genug gegeben zu sein, um die Ankylose zu verhindern.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Schalleitung zum ovalen Fenster zu verbessern: 1) Die ankylotischen Gehörknöchelchen sind stark verdickt und verdichtet. Das ist um so auffallender, als das ganze übrige Knochensystem des Wales stark reducirt ist zur Erleichterung seines specifischen Gewichtes. 2) An der Aussenfläche der Bulla hat sich eine trichterförmige Einziehung des Knochens gebildet. Sie entsteht durch zwei sehr merkwürdige Processe, durch Abrücken der lateralen Bullawand und durch Umkehrung der Concavität des äussern Gehörgangs nach vorn. Mit der Trichterspitze ist der verdickte Proc. Folianus des Hammers verwachsen. Der Trichter ist als functioneller Ersatz der Ohrmuschel aufzufassen. Das Trommelfell ist durch das Abrücken der Bulla aus der Schalleitung ausgeschaltet, und der Leitungsweg ist: Schalltrichter, Proc. Folianus, Hammerkopf, Ambosskörper, langer Ambosschenkel, Steigbügel. Die Schalleitung in der Gehörknöchelchenkette ist eine moleculare.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Schalleitung zum Labyrinth auf einem andern als dem angegebenen Wege zu verschlechtern: 1) Das Tympano-Perioticum ist nach Möglichkeit von den übrigen Schädelknochen abgerückt und durch Lufträume von ihm getrennt. 2) Das Perioticum ist vom Tympanicum nach Möglichkeit abgerückt. 3) Das Perioticum ist, wie die Gehörknöchelchen, verdichtet.

Beim Wal sind Einrichtungen vorhanden, welchen man die Fähigkeit zugestehen muss, die Resonanz der in der Paukenhöhle eingeschlossenen Luft zu verhindern: 1) Die Schleimhaut der Paukenhöhle ist verdickt und gelockert. 2) Die Paukenhöhle beherbergt einen Körper von cavernösem Bau, das gewucherte cavernöse Gewebe, welches die beim Wal durch die Paukenhöhle ziehende und obliterirte Carotis interna umgiebt.

Die Verschlechterung der Schalleitung vom Schädel direct auf das Labyrinth und die Verhütung der Resonanz in der Paukenhöhle bezwecken möglichste Beseitigung der Interferenz der auf diesen Wegen in das Labyrinth eintretenden Schallwellen mit jenen Schallwellen, welche durch das ovale Fenster ins Labyrinth eintreten — akustische Isolirung des Labyrinth. Diese ist beim Wal

erforderlich wegen der Leichtigkeit des Uebergangs der Schallwellen vom Wasser durch die Knochen auf das Labyrinth.

Die Schalleitung im Labyrinth kann beim Wale aus verschiedenen Gründen, deren vornehmster der Umbau des Tympano-Perioticums selbst ist, von der Steigbügelplatte im Wesentlichen nur durch das Labyrinthwasser des Vorhofs und der Schnecke zur Membrana basilaris gehen, nicht aber von der Steigbügelplatte durch den Knochen des Labyrinths zur Membrana basilaris. Bei der Ankylose der Steigbügelplatte und bei der Verstopfung der Nische des runden Fensters durch gewucherte Schleimhaut kann die Schalleitung im Labyrinthwasser nur eine moleculare sein. Im Schneckenwasser ist die moleculare Leitung eine günstige, weil wegen der Dichtigkeit der Labyrinthkapsel eine Reflexion der Schallwellen von den Labyrinthwänden eintreten muss, die einer totalen nahe kommt. Im Vorhof des Wales ist sie so günstig wie in der Schnecke, weil er röhrenartig nach Art der Schnecke umgebaut ist.

Die geschilderten Verhältnisse stellen eine vollendete Anpassung des Schalleitungsapparats an das Leben im Wasser dar. Diese Anpassung des Ohres ist für den Wal so wichtig, weil seine Sinnesorgane mit Ausnahme von Auge und Ohr rudimentär geworden sind. Die Wahrscheinlichkeit liegt sehr nahe, dass im Wasser hinreichend genug Schallquellen vorhanden sind, deren Erkennung dem Wal von Nutzen ist.

6. Schlüsse, welche sich aus der Schalleitung beim Wal auf diejenige bei den Landsäugethieren und dem Menschen ziehen lassen. Beim Landsäugethier und beim Menschen erfolgt der Eintritt der Schallwellen in das Labyrinth ebenfalls durch das ovale Fenster. Das ergibt sich, ganz abgesehen von der Unwahrscheinlichkeit, dass bei den Landsäugethieren und dem Menschen der Eintritt ein anderer sein sollte als beim Wal, aus dem Vergleich verschiedener, bei den Landsäugethieren und beim Menschen sich vorfindender anatomischer Verhältnisse unter einander gleichsam per exclusionem.

Der Uebergang der Schallwellen der Luft auf das Labyrinthwasser ist erheblich schwieriger als der Uebergang der Schallwellen des Wassers auf das Labyrinthwasser. Zur Ueberwindung dieser Schwierigkeit ist beim Landsäugethier und beim Menschen zwischen Luft und

Labyrinthwasser ein Hebelapparat (v. HELMHOLTZ), die Gehörknöchelchenkette, eingebaut. Das durch die Luftschallwellen in Massenschwingung versetzte Trommelfell setzt diesen Hebelapparat in Bewegung. Dadurch werden die Schwingungen des Trommelfells unter Verminderung der Excursion und Vermehrung der Kraft (von HELMHOLTZ) mittels der Stapesplatte auf das Labyrinthwasser übertragen. Die molecularen Wellen nun, welche dem Gehörknöchelchen theils durch Schwingung der Trommelfellfasern, theils direct aus der Luft zugeführt werden, gelangen nicht in das Labyrinthwasser, sondern werden in der Kette kraft ihres Baues ausgelöscht.

Der Stoss der Steigbügelplatte erzeugt im Labyrinthwasser eine Doppelbewegung, wie jeder Körper, der gegen einen andern beweglichen Körper einen Stoss ausübt, eine Molecular- und eine Masssbewegung. 1) Die Molecularbewegung ist, wie beim Wal, dazu bestimmt, die Basilarfasern durch Mitschwingen in Bewegung zu setzen. Der Gang der molecularen Wellen ist im Vorhof der Landsäugethiere und des Menschen ein anderer als beim Wal. Denn wegen seiner ampullenartigen Ausweitung und wegen der Lage des ovalen Fensters und des Eingangs in die Schnecke an derselben, an der äussern Wand des Vorhofs, ist die Reflexion viel ungünstiger als im röhrenförmigen Vorhof des Wales. Diese Ungunst der Reflexion kann entsprechend der gegenseitigen Lage von ovalem Fenster und Eingang in die Schnecke durch Schiefstellung der Stapesplatte einerseits nach unten, andererseits nach vorn derart verbessert werden, dass der von der Stapesplatte ausgehende Hauptschallstrahl von der innern Wand des Vorhofes aus direct in den Eingang der Schnecke hinein reflectirt wird. Die Schiefstellung kann durch combinirte Action des Tensor tympani und Stapedius herbeigeführt werden. Diese Muskeln vermögen also die Reflexion im Vorhof auf das Optimum einzustellen. Dieses „Fixiren“ des Schalles durch die Muskeln ist eine Art Accommodation, wir nennen es „Lauschen“. 2) Die Masssbewegung im Labyrinthwasser ist ein Hin- und Herströmen desselben, keine Wellenbewegung. Diese Masssverschiebung ist nothwendiger Weise mit dem Stoss der Stapesplatte ins Labyrinthwasser verknüpft, doch hat sie mit der Reizung des CORTI'schen Organs direct nichts zu thun, denn die Saiten der Basilmembran würden durch den Stoss des Steigbügels nur bewegt werden, wenn keine leichter zu verdrängende Masse im Labyrinth von genügendem Volumen vor-

handen wäre. Die erste Masse, welche hier in Betracht kommt, ist diejenige Masse des Labyrinthwassers, welche durch das Helicotrema gegen die Membran des runden Fensters hin verschoben werden kann. Sie genügt allein nicht, den Stoss des Steigbügels abzufangen, weil das Helicotrema von kleinerer Fläche ist als die Stapesplatte. Die zweite Masse ist das Blut in den Capillaren der räthselhaften *Stria vascularis*. Sie liegen so oberflächlich, und die *Membrana Reissneri* ist so nachgiebig, dass man ihnen die Aufgabe, den Stoss des Steigbügels abzufangen, wohl zumuthen kann.

Eine akustische Isolirung des Labyrinths, wie sie beim Wal besteht, ist beim Landsäugethier nicht so nothwendig, denn der Uebergang der Schallwellen aus der Luft auf das Labyrinthwasser ist an und für sich schwer. Akustisch isolirend wirken bei den Landsäugethieren die Lufträume in der Nähe des Labyrinths und die Dichtigkeit der Labyrinthkapsel. Resonanz vermindern in der Paukenhöhle wirken unregelmässige Gestaltung der Paukenhöhle, Theilung durch Scheidewände u. s. w.

Für den Ohrenarzt ist von grosser diagnostischer Wichtigkeit die Prüfung der Schallzuleitung durch die Schädelknochen mittels einer auf den Schädel aufgesetzten schwingenden Stimmgabel („Knochenleitung“). Durch die Schwingungen der Zinken werden im Stiel der Gabel fühl- und sichtbare Massenschwingungen und hörbare Molecularschwingungen erzeugt. Beide gehen vom Stiel auf den Schädel über. Die Massenbewegung des Schädels versetzt das Trommelfell und die Gehörknöchelchen in Schwingung (LUCAE und POLITZER) in derselben Weise, wie es die Schallwellen der Luft thun, und in derselben Weise stösst der Stapes ins Labyrinthwasser, in ihm moleculare Bewegung erzeugend, welche die Basilarfasern unter Eliminirung der gleichzeitig erzeugten Massenbewegung des Labyrinthwassers in Schwingung versetzen. Die gleichzeitig von der Stimmgabel ausgehenden Molecularwellen gelangen durch den Knochen und das Lgt. annulare auf die Stapesplatte und von hier aus in das Labyrinthwasser, und zwar in derselben Richtung (nach SAVART) wie die durch den Stoss erzeugten Molecularwellen. Solange nun die Stimmgabel den Schädel erschüttert, müssen sich beide Arten molecularer Willen im Labyrinthwasser addiren. Hat die Erschütterung aber ihr Ende erreicht, so erfolgt von jetzt ab die Erregung der Basilarfasern allein durch die vom Gabelstiel noch ausgehenden molecularen Wellen. Bei vielen Mittelohraffectionen ist die Knochenleitung ver-

längert (SCHWABACH). Bei ihnen ist der Schalleitungsapparat und in letzter Linie das Lgt. annulare stärker angespannt (BEZOLD). Das gespannte Ligament aber leitet die molecularen Wellen vom Knochen zur Stapesplatte besser als das ungespannte. Diese Besserleitung führt zur längern Erregung der Basilarfasern, zur „verlängerten Knochenleitung“. Die Massenschwingung aber ist an der Verlängerung der Knochenleitung gänzlich unbetheiligt, denn sie ist ja bei den in Betracht kommenden Zuständen der Norm gegenüber vermindert, weil bei der Fixirung des Schalleitungsapparats dessen Schwingbarkeit vermindert ist.

Literaturverzeichnis.

- ADLER, Eine Rhythmus-Theorie des Hörens, in: Z. Ohrenhklde., V. 41, 1902.
- APRATO und DOMINICI, Ueber die Function der Luftsäcke beim Pferde. Ref. in: Oesterr. Vierteljahrsschr. wiss. Veterinärkunde, V. 21, 1864.
- v. BAER, Die Nase der Cetaceen, erläutert durch Untersuchung der Nase des Braunfisches (*Delphinus phocaena*), in: Isis (OKEN), V. 2, Heft 8, 1826.
- BARKOW, Die Blutgefäße, vorzüglich die Schlagadern der Säugethiere, in ihren wesentlichen Verschiedenheiten, Theil 4, Breslau 1866.
- BEAUREGARD, Recherches sur l'appareil auditif chez les mammifères, in: J. Anat. Physiol., 1894.
- BEER, Vergleichend-physiologische Studien zur Statocystenfunction, in: Arch. ges. Physiol., V. 73, 1898.
- BERT, Sur la quantité de sang et d'oxygène contenue dans le corps d'un marsouin: comparaison avec le chien, in: CR. Soc. Biol. Paris, (6) V. 5, 1878.
- BEZOLD, Das Hörvermögen der Taubstummen, Wiesbaden 1896.
- , Erklärungsversuch zum Verhalten der Luft- und Knochenleitung etc., in: Gesammelte Abhandlungen u. Vorträge, Wiesbaden 1897.
- BOENNINGHAUS, Zur Anatomie und Physiologie des Walohres, in: Verh. Deutsch. otolog. Ges., Vers. 10, 1901.
- , Der Rachen von *Phocaena communis* LESS. Eine biologische Studie, in: Zool. Jahrb. V. 17, Anat., 1902.
- BRANDT, Untersuchung über die Gattung des Klippschliefer, in: Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 14, 1869.
- BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 6, Abth. 5, Bd. 1, Leipzig 1874—1900.
- CAMPER, PIERRE, Abhandlung über das Gehör des Caschelotts oder Pottfisches, 1762; Abhandlung über den Sitz des beinernen Gehörwerkzeuges selbst in den Walfischen, 1776; beides in: CAMPER's kleinere Schriften, deutsch von HERBELL, Leipzig 1784 (V. 1) und 1785 (V. 2).
- , Anmerkungen über gegenwärtiges Werk von MONRO. Bildet den Anhang zu: MONRO's Werk über die Fische.

- CLAUDIUS, Physiologische Bemerkungen über das Gehörorgan der Cetaceen und das Labyrinth der Säugethiere, Kiel 1858.
- CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, deutsch von MECKEL, Theil 2, Leipzig 1809.
- , Rapport fait à la classe des sciences mathématiques et physiques sur divers Cétacés pris sur les côtes de France, principalement sur ceux qui sont échoués près de Paimpol, le 7 janvier 1812, in: Ann. Mus. Hist. nat. Paris, V. 19, 1812.
- DENKER, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das Gehörorgan der Säugethiere nach Knochenschnitten und Corrosionspräparaten, Leipzig 1899.
- , Zur Anatomie des Gehörorgans der Cetacea, in: Anat. Hefte (MERKEL, BONNET), V. 19, 1902.
- DORAN, Morphology of the Mammalian ossicula auditus, in: Trans. Linn. Soc. London, (2) V. 1, Zool., 1879.
- ESCHRICHT, Zoologisch-anatomisch-physiologische Untersuchungen über die nordischen Walthiere, Leipzig 1849.
- ESCHWEILER, Unzulängliche Stützen von ZIMMERMANN'S Theorie der Mechanik des Hörens und ihrer Störungen, in: Arch. Ohrenhkd., V. 55, 1902.
- EWALD, Eine neue Hörtheorie, in: Arch. ges. Physiol., V. 76, 1899.
- FLOWER, On Risso's Dolphin, Grampus griseus (Cuv.), in: Trans. zool. Soc. London, V. 8, 1874.
- , Einleitung in die Osteologie der Säugethiere, Leipzig 1888.
- GAD, Physiologie des Ohres, in: SCHWARTZE, Handbuch der Ohrenheilkunde, Leipzig 1892.
- GEORGE, Monographie anatomique des Mammifères du genre Daman, in: Ann. Sc. nat., (7) V. 1, Zool., 1874.
- GOLDSCHMIDT, Ueber Harmonie und Complication, Berlin 1901. Ausführl. Referat, in: Biol. Ctrbl., V. 22, 1902.
- HAGENBACH, Die Paukenhöhle der Säugethiere, Leipzig 1835.
- HAMMERSCHLAG, Ueber Athem- und Pulsationsbewegungen am Trommelfell, in: Wien. med. Wochenschr., 1896.
- , Ueber den Tensorreflex, in: Arch. Ohrenhkd., V. 56, 1899.
- HARTMANN, Experimentelle Studien über die Function der Eustachischen Röhre, Leipzig 1879.
- HASSE, Zur Morphologie des Labyrinths der Vögel; das Gehörorgan der Schildkröten; das knöcherne Labyrinth der Frösche; das Gehörorgan der Fische; alles in: HASSE, Anat. Studien, V. 1, Leipzig 1873.
- , Die vergleichende Morphologie und Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere, Supplement zu: Anat. Studien, V. 1, Leipzig 1873.
- v. HELMHOLTZ, Die Lehre von den Tonempfindungen, Braunschweig 1862, 5. Aufl., 1896.
- , Die Mechanik der Gehörknöchelchen und des Trommelfells, in: Arch. ges. Physiol., V. 1, 1868.

- HENNICKE, Ueber die Anpassung des Gehörorgans der Wassersäugethiere an das Leben im Wasser, in: Monatschr. Ohrenhklde., 1902.
- HENSEN, Beobachtung über die Thätigkeit des Trommelfellspanners, in: Arch. Anat. Physiol., 1878.
- , Physiologie des Gehörs, in: HERMANN, Handbuch der Physiologie, V. 3, Theil 2, Leipzig 1880.
- HERTWIG, O., Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere, 6. Aufl., Jena 1898.
- HOWES, Some points in the anatomy of the porpoise (*Phocaena communis*), in: J. Anat. Physiol., V. 14, 1880.
- HUNTER, Observations on the structure and oeconomy of whales, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 77, 1787. (Deutsch von JOH. GOTTL. SCHNEIDER, Leipzig 1797.)
- HYRTL, Vergleichend-anatomische Untersuchungen über das innere Gehörorgan des Menschen und der Säugethiere, Prag 1845.
- JACOBSON, Lehrbuch der Ohrenheilkunde, Leipzig 1898.
- KAYSER, Ueber akustische Erscheinungen in flüssigen Medien, in: Z. Ohrenhklde., V. 37, 1900.
- KOLBE, Einführung in die Kenntniss der Insecten, Berlin 1893.
- v. KOSTANECKI, Zur Morphologie der Tubengaumemusculatur, in: Arch. Anat. Entw., 1891.
- KREIDL, Ueber die Perception der Schallwellen bei den Fischen, in: Arch. ges. Physiol., V. 61, 1895; V. 63, 1896.
- KÜKENTHAL, Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Walthieren, in: Jena. Denkschr., V. 3, 1893.
- , Die Wale der Arktis, in: Fauna Arctica (RÖMER-SCHAUDINN), Jena 1900.
- LANG, Ob die Wasserthiere hören? in: Mitth. naturw. Ges. Winterthur, Heft 4, 1903.
- LEIMGRUBER, Embryologisch-anatomische Studien über die Stria vascularis, in: Z. Ohrenhklde., V. 42, 1903.
- LÖWENBERG, De l'échange des gaz dans la caisse du tympan, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 83, 2, 1876.
- LUCAE, Ueber die Respirationsbewegungen des Trommelfells, in: Arch. Ohrenhklde., V. 1, 1864.
- , Zur Function der Tuba Eustachii, *ibid.* V. 3, 1867.
- , Zur Function der Tuba Eustachii und des Gaumensegels, in: Arch. path. Anat., V. 64, 1875.
- , Zum Mechanismus des Gaumensegels und der Tuba Eustachii beim Normalhörenden, in: Arch. path. Anat., V. 74, 1878.
- , Zur Lehre der cranio-tympanalen Schalleitung, *volgo* Knochenleitung, in: Arch. Ohrenhklde., V. 50, 1900. (Daselbst auch die weitere Literatur.)
- , Ueber das Verhalten der Schalleitung durch die Luft zur Leitung durch feste Körper, in: Arch. Ohrenhklde., V. 57, 1903.

- MACH und KESSEL, Die Function der Trommelhöhle und der Tuba Eustachii, in: SB. Akad. Wiss. Wien, V. 66, Abth. 3, Heft 1—5, 1872.
- —, Beiträge zur Topographie und Mechanik des Mittelohrs, *ibid.* V. 3, 1874.
- MADER, Mikrophonische Studien am schalleitenden Apparat des menschlichen Gehörorgans, *ibid.* V. 109, Abth. 3, 1900; auch in: *Congres internat. Médecine, Sect. d'Otologie, Paris 1900.*
- MAGNUS, Beobachtungen über das Verhalten des Gehörorgans in comprimierter Luft, in: *Arch. Ohrenhklde., V. 1, 1864.*
- MONRO, Vergleichung des Baues und der Physiologie der Fische mit dem Bau des Menschen und der übrigen Thiere (1785); deutsch von SCHNEIDER, Leipzig 1787.
- MÜLLER, JOHANNES, Handbuch der Physiologie des Menschen, V. 2, Coblenz 1840.
- MURIE, Notes on the white-beaked Bottlenose, *Lagenorhynchus albigrostris* GRAY, in: *Linn. Soc. London, Zool., V. 11, 1873.*
- , On the organization of the Caaing whale, *Globiocephalus melas*, in: *Trans. zool. Soc. London, V. 7, 1874.*
- , Anat. of the Sea-lion, in: *Proc. zool. Soc. London, V. 7.*
- NUVOLI, Beitrag zur Physiol. des Mittelohrs, in: *Arch. ital. di Otol., V. 10, 1900; Autorreferat in: Internat. Ctrbl. Ohrenhklde., V. 1, 1902.*
- OSTMANN, Ueber die Reflexerregbarkeit des *Musc. tensor tympani* durch Schallwellen und ihre Bedeutung für den Höract, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abthlg., 1898; Auszug in: Verh. Deutsch. otolog. Ges., Vers. 7, 1898.*
- , Zur Function des *Musculus stapedius* beim Hören, in: *Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abth., 1899.*
- PANSE, Zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gleichgewichts- und Gehörorgans, in: *Klin. Vorträge, 1899.*
- PETER, Die Ohrtrompete der Säugethiere und ihre Anhänge, in: *Arch. mikrosk. Anat., V. 43, 1894.*
- POLITZER, Ueber eine Beziehung des Trigemini zur Eustachischen Ohrtrompete, in: *Würzburg. naturw. Zeitschr., V. 2, 1861.*
- , Beiträge zur Physiologie des Gehörorgans, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, V. 43, Abth. 2, Heft 1—5, 1861.*
- , Ueber ein neues Heilverfahren gegen Schwerhörigkeit in Folge der Unwegsamkeit der Eustachischen Ohrtrompete, in: *Wien. med. Wochenschr., V. 13, 1863.*
- POORTEN, Zur Streitfrage, ob die Tuba Eustachii am Lebenden offen oder geschlossen? in: *Monatsschr. Ohrenhklde., V. 8, 1874.*
- RABL, Ueber den Bau und die Entwicklung der Linse, in: *Z. wiss. Zool., V. 5, 1900.*
- RAPP, Die Cetaceen zoologisch-anatomisch dargestellt, Stuttgart und Tübingen 1837.

- RAWITZ, Die Anatomie des Kehlkopfs und der Nase von *Phocaena communis*, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., V. 17, 1900.
- , Ueber *Megaptera boops* FABR., nebst Bemerkungen zur Biologie der norwegischen *Mystacoceten*, in: Arch. Naturg., Jg. 1900, No. 1.
- REKTORŽIK, Ueber das Vorkommen eines *Sinus venosus* im *Canalis caroticus* des Menschen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-physik. Cl., V. 32, 1858.
- ROSENTHAL, Ueber die Sinnesorgane der Seehunde, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., V. 12, 1825.
- REYHER, Ueber die Veränderungen der Gelenke bei dauernder Ruhe, in: Deutsche Z. Chirurgie, V. 3, 1873.
- RÜDINGER, Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der *Tuba Eustachii* des Menschen und der Säugethiere, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1867, 1868, 1869.
- , Ein Beitrag zur Anatomie und Histologie der *Tuba Eustachii*, in: Bayr. ärztl. Intelligenzblatt 1865; ausführl. Referat von v. TRÖLTSCHE, in: Arch. Ohrenhklde., V. 3, 1867.
- , Ueber einen Luftsack an der *Tuba Eustachii* der Fledermäuse, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1869.
- , Ueber die Möglichkeit der Verschlussung der *Tuba Eustachii* beim Menschen, *ibid.* 1869.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Ohrtrumpete, München 1870.
- RUGE, Ueber die Gesichtsmusculatur der Halbaffen, in: Morph. Jahrb., V. 11, 1886.
- VAN SCHALK, Wellenlehre und Schall, Braunschweig 1902.
- SCHNEIDER, Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- SCHWALBE, Lehrbuch der Anatomie des Ohres, Erlangen 1887.
- , Inwiefern ist die menschliche Ohrmuschel ein rudimentäres Organ? in: Arch. Anat. Entw., 1889, Supplementband.
- SECCHI, Das runde Fenster als einziger Weg für die Uebertragung der Töne aus der Luft auf das Labyrinth, Turin 1902; Besprechung von RIMINI, in: Z. Ohrenhklde., V. 41, 1902.
- STANNIUS, Beschreibung der Muskeln des Tümmers (*Delphinus phocaena*), in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1849.
- TANDLER, Ueber ein *Corpus cavernosum tympanicum* beim Seehund, in: Monatsschr. Ohrenhklde., 1899.
- TOYNBEE, Die Krankheiten des Gehörorgans, deutsch von Moos, 1863.
- v. TRÖLTSCHE, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrumpete, in: Arch. Ohrenhklde., V. 2, 1867.
- TYNDALL, Der Schall, Braunschweig 1869.
- VALSALVA, Tractatus de aere humana, Lugduni Batavorum 1742.
- WEBER, EDUARD, Ueber den Mechanismus des menschlichen Gehörorgans, in: Verh. sächs. Ges. Wiss., V. 3, 1851.
- WEBER, ERNST HEINRICH und WILHELM, Wellenlehre, auf Experimente gegründet, Leipzig 1825.

- ZAUFGAL, Die normalen Bewegungen der Rachenmündung der Eustachischen Röhre, in: Arch. Ohrenhkd., V. 9, 1875.
- ZIMMERMANN, Die Mechanik des Hörens und ihre Störungen, Wiesbaden 1900.
- ZÜCKERKANDL, Ueber die Venen der Retromaxillargrube und deren Beziehungen zu dem Gehörorgan, in: Monatsschr. Ohrenhkd., 1876.
- , Ueber die Ohrtrompete des Tapir und des Rhinoceros, in: Arch. Ohrenhkd., V. 22, 1885.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete, *ibid.* V. 23, 1886.
- , Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Ohrtrompete, in: Monatsschr. Ohrenhkd., 1896.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 12.

Fig. 1. Ansicht der rechten Kopfseite einer 105 cm langen *Phocaena* nach Entfernung der Unterhautfettschicht. 3 : 5.

- | | |
|---|--|
| <i>a</i> äussere Ohröffnung nebst einem quadratischen Stückchen der dieselbe umgebenden Haut, nach vorn unten abgezogen | 1 vorderstes Ende des grossen, den ganzen Körper bedeckenden Hautmuskels |
| <i>a</i> , wirkliche Lage der äusseren Ohröffnung nebst dem betr. quadratischen Hautstückchen | 2 <i>M. occipito-auricularis superficialis</i> |
| <i>b</i> „Spritzloch“ (äusseres Nasenloch) | 3 <i>M. orbito-auricularis</i> |
| <i>c</i> Unterhautfettschicht, in der medianen Sagittallinie durchschnitten | 4 <i>M. orbicularis oculi</i> |
| | 5 oberflächlicher Spritzsackmuskel |

Fig. 2. Dieselbe Ansicht. In der Mitte ist auch die unter dem Hautmuskel lagernde Fettschicht entfernt. 3 : 5.

- | | |
|--|---|
| <i>a</i> herabgezogene äussere Ohröffnung wie in Fig. 1 | <i>h</i> unter dem Hautmuskel lagernde Fettschicht (grobkörnig) |
| <i>b</i> äusserer Ohrgang, rein membranöser Theil desselben | 1 <i>M. occipito-auricularis profundus</i> (2 cm lang) |
| <i>b</i> , äusserer Ohrgang, von Knorpel bedeckter Theil desselben | 1, dessen 11 cm lange Sehne |
| <i>c</i> knöcherner Paukenkapsel | 2 <i>M. zygomatico-auricularis</i> |
| <i>d</i> <i>Crista occipitalis externa</i> | 3 <i>M. splenius</i> |
| <i>e</i> <i>Crista temporalis</i> | 4 tiefe Musculatur des Spritzsacks |
| <i>f</i> Spritzloch | 5 <i>M. temporalis</i> |
| <i>g</i> Unterhautfettschicht (homogen) | 6 Sehne des <i>M. complexus</i> |
| | 7 <i>M. orbicularis oculi</i> . |

Fig. 3. Ventrale Ansicht der Weichtheile an der seitlichen Schädelbasis. Länge des Thieres etwa 90 cm. 3 : 4.

Fig. 4. Dieselbe Ansicht nach horizontaler Durchtrennung der Weichtheile etwa 1 cm dorsal von Fig. 3. Länge des Thieres 105 cm. 3 : 4.

Fig. 5. Dieselbe Ansicht nach horizontaler Durchtrennung der Weichtheile etwa 1 cm dorsal von Fig. 4. Länge des Thieres 125 cm. 3:4.

Bezeichnungen für Fig. 3, 4 und 5:

1 Pars superior des Rachen- schlauchs	13 N. trigeminus, Ast II
2 M. pterygoideus internus	14 N. trigeminus, Ast III
3 M. mylo-hyoideus	15 Art. carotis externa
4 M. temporalis	16 Vena pterygoidea
5 bindegewebige Bedeckung der Bulla tympanica	17 Bulla tympanica
5, Corpus fibro-cavernosum ptery- goideum	17,, Proc. posterior bullae
5,, Lgt. pterygoideum	17,, Corpus venosum tympanicum
6 Corpus adiposum mandibulae	18 Pterygoid
7 Tuba Eustachii, distaler Theil	18, Pterygoid, palatinaler Antheil
8 Vestibulum pneumaticum	19 Palatinum
9 Sinus pneumaticus pterygoideus	19, Ala palatina
10 Sinus pneumaticus maxillaris	20 Maxillare
10, Eingang in den Sinus pneu- maticus frontalis	21 Zygomaticum
11 Sinus pneumaticus temporalis	22 Proc. postorbitalis frontalis
12 Bulbus oculi	23 Proc. zygomaticus squamosi
12, Stiel des Bulbus oculi	23, Proc. falciformis squamosi
	23,, Fossa glenoidalis
	24 Mandibula
	25 Articulatio stylohyoidea.

Tafel 13.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch den Schädel eines 125 cm langen Thieres, rechte Seite. 3:4. Das knöcherne Septum des Nasen- und Rachenrohrs ist reseziert, der Rachenschlauch bis auf sein oberstes Stück entfernt.

1 „Spritzsack“ (Weichtheile der Nase)	6 oberstes Ende des Rachen- schlauchs
2 reseziertes Nasen- und Rachen- septum	7 Orificium tubae pharyngeum
3 knöchernes Nasenrohr	8 Tuba Eustachii, proximale Hälfte
4 knöcherne Rachenrinne, in welcher der Rachenschlauch lag	8, Tuba Eustachii, distales Ende
5 Präsphäenoid	9 Fenestra pterygoidea
	10 Tympano-Perioticum
	11 Proc. basi-occipitalis.

Fig. 7. Rechte Ohrtrumpete eines 115 cm langen Thieres, Innenansicht. Die Ohrtrumpete ist längs der ventralen Kante aufgeschnitten, die laterale Seite liegt in der Ebene des Papiers, die mediale Seite ist aufgeklappt.

1 laterale Wand	5 Processus tubae ad bullam
2 mediale Wand	6 dicke, glatte Partie der lateralen Wand.
3 Ostium pharyngeum tubae	
4 Tubensichel	

Fig. 8. Bulla tympanica und distales Tubenstück in ventraler Ansicht, die äussere Lippe der Bulla entfernt, die Tube aufgeschnitten. Rechte Seite. Embryo von 68 cm. 2 : 1. (Irrthümlich ist diese Figur nicht auf 3 : 2 verkleinert, wie Fig. 9, zu welcher sie ein Seitenstück bildet.)

- | | |
|---|--------------------------------|
| 1 mediane Tubenwand mit siehelförmiger Endigung | 3 Corpus cavernosum tympanicum |
| 2 Eingang in das Vestibulum pneumaticum | 3, vorderer Stiel desselben |
| | 4 Sporn des Trommelfells |
| | 5 innere Bullalippe. |

Fig. 9. Bulla tympanica und distales Tubenstück in ventraler Ansicht, die äussere Lippe der Bulla entfernt, das Vestibulum pneumaticum aufgeschnitten. Rechte Seite. Thier von 125 cm. 3 : 2.

- | | |
|--|-----------------------------|
| 1 taschenförmige Endigung der medianen Tubenwand | 3, vorderer Stiel desselben |
| 2 Vestibulum pneumaticum | 4 Sporn des Trommelfells |
| 3 Gefässkörper der Paukenhöhle | 5 innere Bullafläche |

Fig. 10. Bulla tympanica und Perioticum in ventraler Ansicht. Auch die innere Lippe der Bulla und der Gefässkörper der Paukenhöhle sind entfernt. Rechte Seite. Thier von 105 cm. 2 : 1.

- | | |
|--|--|
| 1 äussere Wand der Bulla | 12 Proc. Folii mallei |
| 2 Glasperalte | 13 Incus |
| 3 Proc. tubarius bullae | 14 Stapes |
| 4 Petrosum | 15 M. tensor tympani |
| 5 Spitze des Petrosums | 16 M. stapedius |
| 6 Promontorium | 17 N. facialis |
| 7 Proc. posterior (mastoideus) petrosi | aa Grenzlinie zwischen ursprünglichem Paukenhöhlenraum und dem durch laterale Ausbauchung der Bulla neu erworbenen Paukenhöhlenraum. |
| 8 Fenestra ovalis | |
| 9 Fenestra rotunda | |
| 10 Sporn des Trommelfells | |
| 11 Malleus | |

Fig. 11. Perioticum, ventrale Ansicht. Junges Thier. 2 : 1.

- | | |
|---|---|
| 1 Fenestra ovalis | 7 Verbindungsfläche mit dem Proc. post. tympanici |
| 2 Fenestra rotunda | 8 laterale Wand des Hiatus epitympanicus |
| 3 Spitze des Perioticums, in der Rinne verläuft der M. tensor tympani | 9 Grübchen für den Hammerkopf |
| 4 Proc. anterior petrosi | 10 Befestigungsstelle des kurzen Ambosschenkels |
| 5 Proc. posterior (mastoideus) petrosi | 11 Rinne für den N. facialis |
| 6 Verbindungsfläche mit dem Proc. tubarius tympanici | 12 Apertura tympanica canalis Falloppiae. |

Fig. 12. a) Annulus tympanicus (die punktirte Linie) und äusserer Gehörgang in der Ansicht von innen. 2 : 1.

- | | |
|---|--|
| 1 Proc. sigmoideus tympanici (vordere Gehörgangswand) | 3, Vordere Spitze des Kopfes des Proc. post. Tympanici, die hintere obere Gehörgangswand bildend |
| 2 Proc. medius tympanici (untere Gehörgangswand) | 4 Innenfläche der äusseren Wand des Tympanicums |
| 2, Höhlung im Proc. medius | |
| 3 Proc. post. tympanici | 5 Incisura Rivini. |

b) Annulus tympanicus. 2 : 1.

- | | |
|--|--|
| Abschnitt 1 Knochenkamm mit groben Knochenzacken | Abschnitt 4 Knochenkamm mit feinen Knochenzacken |
| „ 2 Rinne | „ 5 glatter Knochenkamm |
| „ 3 glatter Knochenkamm | „ 6 Rinne. |

c) Trommelfell in der Ansicht von innen-oben. 2 : 1.

- | | |
|-----------------------------------|------------------------------------|
| 1 Sporn des Trommelfells | fells am rudimentären Hammergriff. |
| 2 Befestigungsfläche des Trommel- | |

Fig. 13. Lateraler Sagittalschnitt durch den Schädel eines 116 cm langen Thieres. Linke Seite. 3 : 4.

- | | |
|--|--|
| 1 Tuba Eustachii | 15 Proc. frontalis maxillaris |
| 2 Vestibulum pneumaticum | 16 Frontale |
| 3 Sinus pneum. maxillaris | 17 Palatinum |
| 4 Sinus pneum. frontalis | 18 Pterygoideum |
| 5 Cavum tympani | 19 Knochen der Schädelbasis |
| 6 Sinus pneum. peripetrosus | 20 Proc. alaris squamosi |
| 7 Sinus pneum. peribullaris | 21 Petrosum, davon abgesprengt das: |
| 8 Corpus fibro-cavernosum pterygoideum | 22 Tympanicum; Petrosum und Tympanicum liegen nicht im Schnitt, sondern 1—2 cm davor |
| 9 Bulbus venosus epibullaris | 23 Proc. basioccipitalis, schräg getroffen, daher so breit |
| 10 Art. meningea spinalis | 24 Condylus occipitalis |
| 11 Sinus (venosus) petrosus superior | 25 M. pterygoidei |
| 12 Sinus (venosus) transversus | 26 II. Ast des Trigemini |
| 13 Corpus cavernosum tympanicum | 27 Art. maxillaris int. |
| 14 zu einem cavernösem Gewebe verdickte Dura mater | |

Fig. 14. Blick in die Schädelbasis, rechte Seite. Junges Thier von 105 cm Länge. Die Dura und die Knochen der mittlern Schädelgrube zum Theil entfernt, so dass das ganze Petrosum, der Sinus pneumat. peripetrosus und die Sinus venosi petrosi sichtbar sind. Natürliche Grösse.

- | | |
|-------------------------------------|-------------------------------|
| 1 Petrosum | 8 Sinus (venosus) transversus |
| 2 N. acustico-facialis | 9 Sinus (venosus) cavernosus |
| 3 Sinus pneumaticus peripetrosus | 10 Emissarium sinus cavernosi |
| 4 Ductus perilymphaticus | 11 vordere Schädelgrube |
| 5 Saccus endolymphaticus | 12 mittlere Schädelgrube |
| 6 Sinus (venosus) petrosus superior | 13 hintere Schädelgrube. |
| 7 Sinus (venosus) petrosus inferior | |

